

2 45 0380 1408



LANE MEDICAL LIBRARY STAMFORD

LANE

MEDICAL



LIBRARY

LEVI COOPER LANE FUND



Digitized by the Internet Archive
in 2025

HANDBUCH DER NORMALEN UND PATHOLOGISCHEN PHYSIOLOGIE

MIT BERÜCKSICHTIGUNG DER
EXPERIMENTELLEN PHARMAKOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

A. BETHE · G. v. BERGMANN
FRANKFURT A. M. BERLIN

G. EMBDEN · A. ELLINGER †
FRANKFURT A. M.

ZWÖLFTER BAND / ERSTE HÄLFTE
RECEPTIONSORGANE II
(E/III. PHOTORECEPTOREN I)



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER

1929

RECEPTIONSORGANE II

PHOTORECEPTOREN

ERSTER TEIL

BEARBEITET VON

R. DITTLER · U. EBBECKE

E. ENGELKING · A. GELB · ED. GRAFE · G. GROETHUYSEN

C. v. HESS † · R. HESSE · A. JESS · H. KOELLNER † · J. v. KRIES

A. KÜHN · E. NUERNBERGK · A. TSCHERMAK · F. WEIGERT

MIT 238 ABBILDUNGEN



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1929

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.
COPYRIGHT 1929 BY JULIUS SPRINGER IN BERLIN.

Inhaltsverzeichnis.

Allgemeines und Dioptrik.

Einfachste Photoreceptoren ohne Bilderzeugung und verschiedene Arten der Bilderzeugung. Bedeutung der Bilderzeugung, der Auflösung der lichterregbaren Schicht und der optischen Isolierung. Von Professor Dr. RICHARD HESSE-Berlin. Mit 17 Abbildungen	Seite 3
Phototropismus und Phototaxis der Tiere. Von Professor Dr. ALFRED KÜHN-Göttingen. Mit 20 Abbildungen	17
Phobische Reaktionen	17
Mittelbare Orientierung durch phobische Akte	19
Topische Reaktionen	20
a) Tropotaxis	21
b) Telotaxis	29
c) Menotaxis	32
Bedingungen und finale Bedeutung der Phototaxien	35
Phototropismus und Phototaxis bei Pflanzen. Von Dr. ERICH NUERNBERGK-München. Mit 8 Abbildungen	36
A. Allgemeine Definition der beiden Begriffe	36
B. Verbreitung und Vorkommen	37
1. Phototropismus	37
a) Wachstumsbewegungen bzw. Wachstumskrümmungen	37
α) Phototropismus der vorwiegend radial gebauten Organe	37
β) Phototropismus der dorsiventral gebauten Organe	39
b) Turgorkrümmungen	41
2. Phototaxis	42
a) Schwimmbewegungen	42
b) Kriech- und amöboide Bewegungen	44
C. Gesetzmäßigkeiten des Phototropismus und der Phototaxis	45
1. Einfluß der Lichtqualität auf die Induktion photischer Pflanzenbewegungen	45
2. Die Beziehungen zwischen Quantität der zugeführten Strahlung und Reaktionsgröße. Stimmungserscheinungen	48
3. Die Reizleitung	53
D. Theorie des Phototropismus und der Phototaxis	55
E. Anhang. Die Phototaxis der Chloroplasten in den Pflanzenzellen	58
Lochcamera-Auge. Von Professor Dr. RICHARD HESSE-Berlin. Mit einer Abbildung .	60
Das musivische Auge und seine Funktion. Von Professor Dr. RICHARD HESSE-Berlin. Mit 9 Abbildungen	61
Das Linsenaug.	
Dioptrik des Auges. Refraktionsanomalien. Augenleuchten und Augenspiegel. Von Professor Dr. GEORG GROETHUYSEN-München. Mit 23 Abbildungen	70
I. Dioptrik des Auges	70
1. Die Grundgesetze der geometrischen Optik und die Konstruktion des gebrochenen Strahles	71
2. Die Krümmungsradien der brechenden Flächen	77
3. Die Brechungsindices der Medien	83
4. Die Abstände der brechenden Flächen	85
5. Das schematische Auge	87
6. Das reduzierte Auge	93
7. Das akkommodierende schematische Auge	94

	Seite
8. Die Pupille des schematischen Auges	98
9. Die optische Achse und die Visierlinie	102
10. Die optischen Fehler des Auges	103
II. Refraktionsanomalien	114
Netzhautbildgröße und Sehschärfe	129
Das schematische aphakische Auge	135
III. Augenleuchten und Augenspiegel	137
Die Akkommodation beim Menschen. Von Geheimrat Professor Dr. CARL V. HESS-München. (Abgeschlossen und ergänzt durch Professor Dr. GEORG GROETHUYSEN-München.) Mit 2 Abbildungen	145
Vergleichende Akkommodationslehre. Von Geheimrat Professor Dr. CARL V. HESS-München. (Abgeschlossen und ergänzt durch Professor Dr. GEORG GROETHUYSEN-München.) Mit 6 Abbildungen	156
1. Fische	158
2. Amphibien	159
3. Reptilien	160
a) Schildkröten	160
b) Saurier	162
c) Schlangen	163
4. Vögel	164
5. Wirbellose	172
a) Cephalopoden	172
b) Andere Wirbellose	174
Pupille. Von Geheimrat Professor Dr. CARL V. HESS-München. (Abgeschlossen und ergänzt durch Professor Dr. GEORG GROETHUYSEN-München.)	176
Chemie der Linse. Presbyopie. Star. Von Professor Dr. ADOLF JESS-Gießen. Mit 3 Abbildungen	187
Chemie der Linse	187
Presbyopie	190
Star (Katarakt)	191
Pharmakologische Wirkungen auf Iris und Ciliarmuskel. Von Dr. EDUARD GRAFE-Frankfurt a. M. Mit 3 Abbildungen	196
Einleitung	196
I. Angriffspunkte der Substanzen in der Peripherie	197
a) An den Muskelzellen selbst	197
b) An der myoneuralen Zwischenschicht und an den nervösen Endapparaten des Parasympathicus	199
1. Erregend: Pupillenverengung. Akkommodationszunahme	199
2. Lähmend: Pupillenerweiterung. Akkommodationsabnahme	206
3. Parasympathische (lähmende) Wirkung der Adrenalingruppe	211
c) An der myoneuralen Zwischenschicht und an den nervösen Endapparaten des Sympathicus	212
Erregend: Pupillenerweiterung. Akkommodationsabnahme	212
d) Synergismus, Antagonismus, Empfindlichkeitssteigerung, Umkehr der Wirkung	220
II. Angriffspunkt der Substanzen an den Ganglien	222
III. Angriffspunkt der Substanzen am Oculomotoriuskern	223
Erregend: erhöhte CO ₂ -Spannung, Pikrotoxin; lähmend: niedere CO ₂ -Spannung, Botulismustoxin, Diphtherietoxin	223
IV. Angriffspunkte der Substanzen an den höheren Zentren und an der Hirnrinde	223
Funktionsprüfungen am Auge	228
Rezeptorenapparat und entoptische Erscheinungen. Von Professor Dr. ULRICH EBBECKE-Bonn. Mit 14 Abbildungen	233
Entoptische Erscheinungen	236
Beobachtungsmethoden	237
Strahlengang bei der diascleralen, transpupillaren und stenopäischen Belichtung	237
Lokale Adaptation und Momentbelichtung	237
Entoptische Wahrnehmung von Strukturen, die vor der Netzhaut gelegen sind	240
Entoptische Wahrnehmung der Gefäßschatten	242
Entoptische Wahrnehmung der Blutbewegung	247
Subjektives Augenrot und Sehpurpur	250

	Seite
Entoptische Wahrnehmung der Papille. Lage und Größe des blinden Flecks . . .	251
Entoptische Sichtbarkeit des blinden Flecks	253
Mechanisch und elektrisch bedingte Erscheinungsweisen	254
Unmerklichkeit des blinden Flecks	256
Entoptische Wahrnehmung der Macula	257
Gefäßloser Hof	260
HAIDINGERS Polarisationsbüschel	260
Entoptische Sichtbarkeit der Opticusfasern	261
Aufleuchtende Pünktchen	263
Eigenlicht der Netzhaut	264

Die objektiven Veränderungen der Netzhaut bei Belichtung.

Von Professor Dr. RUDOLF DITTLER-Marburg. Mit 7 Abbildungen	266
Einleitung	266
I. Die nachweisbaren chemischen Änderungen der Netzhaut	267
1. Änderung der chemischen Reaktion der Gesamtnetzhaut	267
2. Färbbarkeitsänderungen	269
II. Die retinomotorischen Wirkungen des Lichtes	271
1. Die Zapfenkontraktion	271
2. Stäbchenkontraktion	277
3. Pigmentwanderung	278
III. Der Sehpurpur	282

Licht- und Farbensinn.

Licht- und Farbensinn. Von Professor Dr. ARMIN TSCHERMAK-Prag.

Mit 62 Abbildungen	295
I. Grundzüge des Farbensinnes	296
A. Empfindungsanalyse des Farbensinnes	296
1. Der subjektivistische Standpunkt	296
2. Die Weiß-Schwarz-Empfindungen	296
3. Die bunten Empfindungen oder Farben im engeren Sinne	303
B. Das System des Farbensinnes	310
II. Licht und Farbe (Photogenie der Farbenempfindungen)	314
A. Reizbarkeit des Sehorgans	314
B. Farblose Lichteffekte bei Dunkeladaptation (Dämmerungssehen oder Skotopie)	324
C. Das Farbigerscheinen einzelner Lichter.	334
1. Eigenschaften der Farbe und des Lichtes	334
a) Farbenton und Wellenlänge	334
b) Farbenton und Zustand des Auges	342
Farbenton, Sättigung, Nuance und Lichtstärke	347
c) Farbenton und Netzhautregion. Anhang: Farbenfeldschwelle und Farbenzeitschwelle	351
d) Individuelle Unterschiede im Farbensinn	356
2. Sättigung der Spektralfarben	365
3. Die Helligkeitsverteilung im Spektrum für das Hellauge bzw. beim Tagessehen	368
4. Lichtstärke und Helligkeit von Einzellichtern	387
D. Lichtermischung	395
1. Physikalische und physiologische Summierung: Lichtermischung und Valenzensummierung	395
2. Allgemeine Gesetze der Lichtermischung, speziell Intensitätssatz	396
3. Frage der Additivität verschiedenfarbiger Helligkeiten	399
4. Produktion von Urrot und Purpur	400
5. Farbige Binär-Homogen-Gleichungen	400
6. Komplementz oder Kompensation von farbigen Lichtern, speziell Farblosigkeit von Binärgemischen	405
7. Ableitung der Mannigfaltigkeit der Farben aus einer beschränkten Zahl von Grundlichtern	410
E. Pigmentmischung	419
III. Erregungsablauf im Sehorgan	421
A. Reaktionsträgheit des Sehorgans	421
1. Empfindungszeit und Nutzzeit	421
2. Anklingen der Erregung	431
3. Nachdauer der Erregung, TALBOTsches Gesetz	433

	Seite
B. Adaptation des Sehorgans	441
1. Allgemeines	441
2. Hell-Dunkel- bzw. Weißadaptation und Wellenlängenelektivität	442
3. Farbige Verstimmung und allgemeine chromatische Lichtwirkung	447
a) Farbige Verstimmung	447
α) Allgemeine Gesetze	447
β) Proportional- oder Koeffizientensatz (FECHNER, HELMHOLTZ, J. v. KRIES)	451
γ) Farbige Tageslichtverstimmung	454
b) Allgemeine chromatische Lichtwirkung (Stabilisierung der farbigen Verstimmbbarkeit)	458
4. Lokaladaptation	461
C. Ermüdung	462
D. Nachreaktion	464
IV. Indirekte Reizwirkungen am Sehorgan	478
A. Simultankontrast	478
1. Erscheinungen des Simultan- oder Nebenkонтastes: Kontrastschwarz, Flächen- und Randkontrast	478
2. Kontrastgesetze	480
a) Ausdehnungsgesetze	480
b) Zeitgesetze	482
c) Maßgesetze	484
b) Bedeutung des Zustandes	486
e) Bedeutung der Netzhautregion	487
f) Orientierung der Kontrastwirkung und Analogie der farblosen und der farbigen Erregungskomponenten	487
g) Binokularer Kontrast	489
3. Biologische Bedeutung des Kontrastes gegenüber der Lichtaberration im Auge	489
4. Theorien des Simultankontrastes	493
5. Ort des Simultankontrastes	496
6. Anhang: Kontrastive Mercklichkeit des blinden Fleckes	497
B. Irradiation	498
1. Erscheinungen der Irradiation	498
2. Maßgesetze	499
3. Theorien der optischen Irradiation	499
Die Abweichungen des Farbensinnes. Von Professor HANS KOELLNER†-Würzburg.	
Mit Nachträgen ab 1924 von Professor Dr. ERNST ENGELKING-Freiburg.	
Mit 17 Abbildungen	502
I. Die angeborenen Anomalien des Farbensinnes (Einteilung, allgemeine Richtlinien für die Untersuchung)	502
1. Die angeborene totale Farbenblindheit	503
2. Die angeborene Rotgrünblindheit	506
a) Die beiden Formen der angeborenen Rotgrünblindheit	507
b) Verhalten der Rotgrünblinden im täglichen Leben	510
3. Die übrigen angeborenen Anomalien der Rotgrünempfindung (Rotgrün-schwäche, anomale Trichromasie)	510
4. Die angeborene Blaugelbblindheit	517
5. Sonstige Anomalien der Blaugelbempfindung (anomale Trichromaten)	518
6. Vorkommen und Vererbung der angeborenen Farbensinnstörungen	519
II. Die erworbenen Störungen des Farbensinnes. (Einteilung. Unterschied in der Sehweise gegenüber den angeborenen Formen.)	521
1. Die Störungen der Farbenempfindung aus physikalischen Ursachen. (Quantitative Farbensinnstörungen.)	522
a) Die Gelbfärbung der Linse	523
b) Netzhautblutungen	523
2. Erworbene totale Farbenblindheit	524
3. Die erworbene Rotgrünblindheit	525
4. Die erworbene Blaugelbblindheit	529
5. Die Chromatopsie	530
Rotsehen infolge Blendung (Blendungserythropisie)	531
6. Pharmakologische Beeinflussung des Farbensinnes	532
Die experimentelle Steigerung der Farbenempfindung	532
Die Farbenempfindung nach Einnahme von Santonin, Pikrinsäure und bei Ikterus	533

Photochemisches zur Theorie des Farbensehens. Von Professor Dr. FRITZ WEIGERT-Leipzig.	Seite 536
Theorie des Farbensehens. Von Professor Dr. ARMIN TSCHERMAK-Prag. Mit 7 Abbildungen	550
A. Fundamentaltatsachen des Farbensinnes	550
B. Übersicht und Kritik der Theorien des Farbensehens	553
1. Dreikomponentenlehre	553
2. Vierfarbentheorien	566
3. Duplizitätstheorie	571
4. Rückschau und Ausblick auf einen Weiterbau der Theorie des Farbensinnes.	580
Zur Lehre von den dichromatischen Farbensystemen. Von Geheimrat Professor Dr. JOHANNES V. KRIES-Freiburg i. B. Mit 2 Abbildungen	585
Die „Farbenkonstanz“ der Sehdinge. Von Professor Dr. ADHÉMAR GELB-Frankfurt a. M. Mit 10 Abbildungen	594
I. Das Problem und seine Bedeutung	596
II. HELMHOLTZ, VON KRIES und HERING	602
1. HELMHOLTZ und J. v. KRIES	602
2. HERING	605
3. Was unterscheidet die Theorie von HERING von der von HELMHOLTZ und was ist beiden Theorien gemeinsam?	607
III. Experimentelle Befunde, mit besonderer Berücksichtigung der Untersuchungen von DAVID KATZ.	610
A. Das Verhalten tonfreier Farben der Sehdinge beim quantitativen Wechsel der Beleuchtung	612
1. Versuche über „Lichtperspektive“ (Beleuchtungsperspektive)	612
2. Die „Zweidimensionalität“ (KATZ) der tonfreien Körperfarben	616
3. Versuche mit anomaler Orientierung der Körperoberflächen	617
4. Messende Versuche mit dem Episkotister	618
5. Der Beschattungs- und Belichtungsversuch (sog. Grundversuch)	620
6. Über den Einfluß gewisser Faktoren auf das Ergebnis des Grundversuches	623
B. Das Verhalten tonfreier und getönter Farben der Sehdinge beim quantitativen Wechsel der Beleuchtung	624
1. Versuche nach dem Prinzip des Grundversuches	624
2. Der Zweizimmerversuch. Episkotisterversuche	628
C. Die Feldgrößensätze	630
Anhang: „Sichtbarkeit der Beleuchtung“ und das Problem des „Hintereinander im Sehraume“	634
D. Indirektes Sehen und Farbenkonstanz	637
IV. Wie stehen die geschilderten Befunde zur Theorie von HERING? Die neue Wendung des theoretischen Gesichtspunktes bei KATZ	637
V. Die Erscheinungsweisen der Farben und KATZ' Theorie der Farbenkonstanz	639
1. Der Begriff der „Erscheinungsweise“ der Farben und der Begriff der „Reduktion“	639
2. Flächen- und Oberflächenfarben	640
3. Die kausalgenetische Bedeutung der „Reduktion“ nach KATZ	643
4. „Eigentliche“ Farbe und „normale“ Beleuchtung. „Reduktion“ und „Transformation“	643
VI. Anderweitiges Tatsachenmaterial. Kritisches zur Theorie von KATZ	647
1. Farbenkonstanzversuche an Tieren	647
2. Wegfall der Wahrnehmung von „Oberflächenfarben“ und Farbenkonstanz	649
3. Ein „paradoxe“ Versuch	652
VII. Neuere theoretische Auffassungen	656
1. Die Luftlichthypothese von BÜHLER	656
2. JAENSCHS Untersuchungen über Farbenkonstanz und Farbenkontrast	662
VIII. Schlußbetrachtungen	670

	Seite
Zur Theorie des Tages- und Dämmerungssehens. Von Geheimrat Professor Dr. JOHANNES V. KRIES-Freiburg i. B. Mit 3 Abbildungen	678
I. Dämmerungsungleichheit tagesgleicher Lichter. PURKINJESches Phänomen .	680
II. Anatomische Deutung der Theorie. Zapfen und Stäbchen. Sonderstellung des Netzhautzentrums. Sehpurpur	687
III. Isolierung des Dämmerungssehens. Angeborene totale Farbenblindheit. Hemeralopie. Tatsachen der vergleichenden Anatomie	692
IV. Besondere Punkte	697
V. Offene Fragen	704
VI. Historische Bemerkungen	707
Dämmerungstiere. Von Professor Dr. RICHARD HESSE-Berlin. Mit 6 Abbildungen .	714
Farbenunterscheidungsvermögen der Tiere. Von Professor Dr. ALFRED KÜHN-Göttingen. Mit 18 Abbildungen	720

Die Kapitel

Elektrische Erscheinungen am Auge

Adaptation und Dämmerungssehen

werden in der zweiten Hälfte des Bandes zum Abdruck kommen.

Allgemeines und Dioptrik.

Einfachste Photoreceptoren ohne Bilderzeugung und verschiedene Arten der Bilderzeugung. Bedeutung der Bilderzeugung, der Auflösung der lichterregbaren Schicht und der optischen Isolierung.

Von

R. HESSE

Berlin.

Mit 17 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

BEER, TH.: Über primitive Sehorgane. Wien. klin. Wschr. Jg. 1901, Nr. 11, 12, 13 (1901).
— HESSE, R.: Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908. — PÜTTER, A.: Organologie des Auges, in GRAEFKE-SÄEMISCH: Handb. d. ges. Augenheilkunde 3. Aufl., 1. Teil, 10. Kap. 1912.

„Sehen ist die Umwandlung derjenigen Bewegung, die uns als Licht erscheint, in eine andere Bewegung, die wir Nervenleitung nennen.“ Wenn wir diese Definition MAX SCHULTZES zugrunde legen, so können wir ganz allgemein für die Receptoren, die den Lichtreiz aufnehmen, die Photoreceptoren, den Ausdruck Sehorgane gelten lassen.

Reaktion eines Tieres auf optische Reize (Belichtung, Beschattung) deutet nicht notwendig auf das Vorhandensein spezifischer Photoreceptoren hin. Es gibt eine nicht geringe Anzahl von Fällen, in denen durch Licht eine unmittelbare Reizung von Gewebezellen ohne Vermittlung von Receptoren stattfindet. Die Schließmuskeln der Iris des Wirbeltierauges und die Muskeln an den Chromatophoren der Cephalopoden sind Beispiele dafür; die Versuche über den Farbwechsel des Chamäleons zeigen, daß hier entweder die Chromatophoren selbst vom Licht beeinflußt werden, oder daß Nervenendigungen in der Haut, die nicht schlechthin als Photoreceptoren zu bezeichnen sind, anelektiv dem Lichtreiz zugänglich sind. Es wäre aber übereilt, überall da, wo bei Tieren eine Reaktion auf Lichtreiz eintritt, ohne daß dort spezifische Receptoren bekannt sind, auf eine „dermatoptische Funktion“ zu schließen. So hat genaue Untersuchung beim Regenwurm Zellen in diffuser Verteilung in und unter der Haut auffinden lassen, die nach ihrer Anordnung und nach der Ähnlichkeit mit den Sehzellen in den Ocellen von *Nais* oder den Egel zu urteilen, als Photoreceptoren aufzufassen sind. Die Lichtreizbarkeit des augenlosen Tausendfußes *Polydesmus* verschwindet mit Amputation seiner Antennen, und H. FUHRMANN¹ glaubt in dem sog. fingerförmigen Organ der Antennen mit seinen stiftchensaumtragenden Sinneszellen den Photoreceptor sehen zu dürfen. So wird vielleicht in manchen Fällen, z. B. bei den auf optischen Reiz stark reagierenden Siphonen einiger

¹ FUHRMANN, H.: Z. Zool. 119, 46ff. (1922).

Muscheln (*Psammobia*, *Ostrea*, *Venus*¹) ein Nachweis spezifischer Rezeptoren gelingen.

Licht von der Intensität des diffusen Tageslichtes ist kein allgemeiner Plasmarreiz, wenn auch Licht von sehr hohen Intensitäten in vielen Fällen Reaktionen hervorruft. Es gibt aber unter den Protisten eine Anzahl Arten, die schon durch schwache Lichtreize in ihrem Verhalten beeinflusst werden; so stellt der Süßwasserrhizopode *Pelomyxa* auf Lichtreiz seine Protoplasmaströmung ein und das Wimperinfusor *Pleuronema chrysalis* wird durch Belichtung zu heftigen Wimperbewegungen veranlaßt, ohne daß wir bei ihnen eine besondere Aufnahmestelle für diesen Reiz kennen. Bei *Euglena* und anderen Flagellaten ist nachgewiesen, daß die phototaktische Reizbarkeit in dem hellen Protoplasma vor dem Pigmentfleck lokalisiert ist.

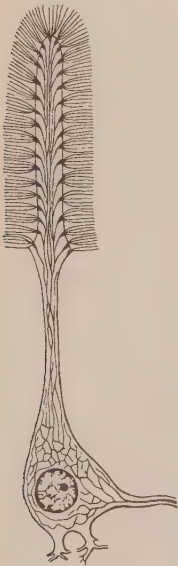


Abb. 1. Sehzelle von *Limax*.
(Nach G. SMITH.)

Bei den Metazoen zeigen alle mit einiger Sicherheit als Sehorgane angesehenen Rezeptionsapparate eine Einheitlichkeit darin, daß ihre rezipierenden Elemente primäre Sinneszellen sind, d. h. solche, die sich in eine Nervenfaser ausziehen, also mit der Faser zusammen ein Neuron bilden. Die Erregbarkeit dieser Sehzellen durch schwache optische Reize verlangt eine Erklärung; es ist anzunehmen, daß ihnen bestimmte Einrichtungen zukommen, die eine solche Reaktion ermöglichen, Transformatoren, die einen sonst für Protoplasma unwirksamen Reiz wirksam machen. Ihre Auffindung ist vielleicht durch vergleichende Betrachtung der vielgestaltigen Sehzellen möglich; denn solche transformierende Einrichtungen werden allen oder doch vielen von ihnen gemeinsam sein. Solche gemeinsame Kennzeichen der Sehzellen scheinen in der Tat vorhanden zu sein, wenn auch noch manches Glied in der Kette der Beweisführung fehlt.

Die Anordnung der rezipierenden Zellen in den Sehorganen ist derart, daß meist nicht die ganze Zelle durch Pigmentschirme optisch isoliert ist, sondern nur bestimmte Teile davon, die sich oft scharf gesondert als Stäbchen, Stiftchensäume oder Stiftchenpinsel vom übrigen Zellkörper abheben — während andere Teile der Sehzelle oft wahllos dem Licht aus vielen Richtungen ausgesetzt sind (Abb. 6a, b). Daraus ist zu schließen, daß die Sehzellen nicht in ihrer ganzen Aus-

dehnung durch Licht erregbar sind, sondern nur diese gesonderten Abschnitte. Sie sind es auch, die in Augen mit Bildrezeption als rezipierendes Mosaik gleichmäßig in einer Ebene verteilt sind, während die zugehörigen Zellkörper nicht so streng geordnet erscheinen, sich decken und an bestimmten Stellen häufen, wie in der proximalen Retina des *Pecten*-Auges (Abb. 14, s). Diese rezipierenden Abschnitte der Sehzellen lassen sich in zwei Gruppen sondern, die untereinander zunächst nicht vereinigt werden können; es sind entweder 1. verdickte Neurofibrillenenden oder 2. „Phaosome“.

Verdickte Neurofibrillenenden treten als rezipierende Elemente in den Sehzellen in außerordentlich weiter Verbreitung und sehr mannigfaltiger Anordnung auf. Die primitivste Form sind die Stiftchenkappen, die auf Schnitten als Stiftchensäume erscheinen. Sie bestehen aus dicht nebeneinander stehenden Stiftchen, deren jedes sich in eine Neurofibrille fortsetzt; die Neurofibrillen vereinigen sich im Zelleib und gehen schließlich in eine einheitliche dicke Neurofibrille über,

¹ NAGEL, W. A.: Der Lichtsinn augenloser Tiere. Jena 1896.

die durch den Nervenfortsatz der Sehzelle zum Zentralorgan verläuft, wie es für die Sehzellen von *Limax* durch SMITH¹ (Abb. 1) festgestellt worden ist. Solche Stiftchensäume finden sich in den Sehzellen der Turbellarien, Trematoden, Nemertinen, mancher Ringelwürmer, zahlreicher Mollusken, der Tausendfüßer und vieler anderer Formen; die Rhabdomeren der Sehzellen (Retinulazellen) im Komplexauge der Arthropoden sind Stiftchensäume, die durch mehr oder weniger weitgehende Verklebung der Stiftchen umgewandelt sind (Abb. 2),

bei manchen Formen (*Lepidurus*, Flußkrebs, *Scutigera*, *Lepisma*, *Periplaneta*) deutlich als solche erkennbar. Die Zahl der Stiftchen ist wechselnd; im allgemeinen sind sie um so zahlreicher in einer Sehzelle, je geringer die Zahl der Sehzellen in einem Sehorgan ist (vgl. Abb. 6a u. b). Die Abnahme der Stiftchenzahl in einer Sehzelle geht in Augen mit zahlreichen Sehzellen so weit, daß nur noch ein dünnes, pinselartiges Bündel solcher Neurofibrillenenden übrig ist (Abb. 3a); schließlich findet man nur noch eine Fibrille in dem abgesetzten Endteile der Sehzelle, dem sog. Stäbchen (Abb. 3b). In den Sehorganen der Mollusken lassen sich alle Übergänge vom Stiftchensaum vieler Opisthobranchier (Abb. 11) und Pulmonaten (Abb. 1) über die Neurofibrillenpinsel von *Patella* und anderen Prosobranchiern (Abb. 3a) bis zu den Stäbchen der Cephalopoden mit einer Fibrille (Abb. 3b) verfolgen. Gerade bei den Cephalopoden finden wir einen Beweis für die Deutung der Neurofibrille im Stäbchen als rezipierendes Element darin, daß bei starkem Licht die Neurofibrille von wandernden Pigmentkörnchen überzogen wird, während sich bei schwacher Beleuchtung das Pigment zurückzieht und die Neurofibrille ganz dem Licht freigibt. Die Stiftchensäume brauchen nicht immer wie bei Planarien u. a. am peripheren Ende der Sehzelle zu liegen;

im Einzelauge der Komplexaugen der Arthropoden liegen sie als Rhabdomeren an den seitlichen Kanten der Zellen; ja bei manchen Formen (z. B. *Branchiomma*, Abb. 4) finden sie sich im Innern des Zellkörpers proximal vom Kern in deutlicher Ausbildung. Die spiralig verlaufenden Fibrillen in den Außengliedern der Zapfen bei Wirbeltieren (RITTER, KRAUSE) sind von HESSE² ebenfalls als solche Neurofibrillenenden gedeutet worden. Eine abweichende Gestaltung zeigen die Neurofibrillenenden in den Sehzellen der Pfeilwürmer (Chaetognathen), wo sie auffällig verdickt sind. So läßt sich eine sehr große Reihe äußerlich verschieden erscheinender Bildungen auf ein gemeinsames Bauprinzip zurückführen.

Freilich wird die Grundlage dieser Annahme, nämlich die Auffassung der Neurofibrillen als leitendes Element des Nervensystems, von manchen Seiten



Abb. 2. Omma des Komplexauges von *Periplaneta*, nach HESSE, verändert.

1 Kegelezelle, 2 Hauptpigmentzelle, 3 und 4 Kerne von Sehzellen (Retinulazellen), 5 Stiftchensaum (Rhabdomer), 6 Nervenfaser.

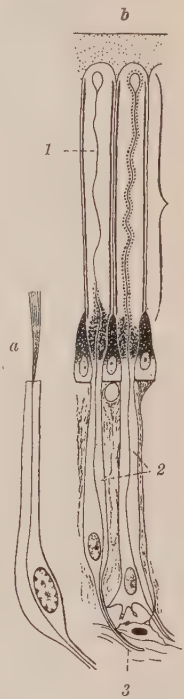


Abb. 3. Sehzelle von a *Patella* mit Neurofibrillenpinsel und b Tintenfisch mit einer Neurofibrille (1) im Stäbchen; 2 Sehzellen; 3 Nervenfasern. (Nach HESSE.)

¹ SMITH: Bull. Mus. Zool. Harvard College 48, 233—283 (1906).

² HESSE: Zool. Jb. Suppl. 7, 471—518 (1904).

noch bekämpft. Es ist hier nicht der Ort, das Für und Wider in dieser Frage zu erörtern; es sei nur darauf hingewiesen, daß die so überaus häufige Wiederkehr solcher fibrillärer Elemente in den Sehzellen als eine wesentliche Stütze für jene

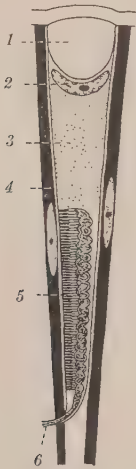


Abb. 4. Einzelocell aus dem Komplexauge des Ringelwurms *Branchiömma* (vgl. Abb. 15). 1 Linse, 2 Kern, 3 Zellkörper der Sehzelle, 4 Pigmentzelle, 5 Stiftchensaum, 6 Nervenfasern. (Nach HESSE.)

Deutung der Neurofibrillen gelten kann. Wenn man sich dieser Auffassung anschließt, so ist freilich noch nichts darüber ausgesagt, worin die Transformatorwirkung der Stiftchen besteht. In dieser Frage herrscht ja überhaupt noch große Unsicherheit; besteht doch auch über die Wirkung des Sehpurpurs, der als chemischer Sensibilisator oder Transformator aufgefaßt wird, noch keine völlige Klarheit.

Wenn somit die überwiegende Mehrzahl der Sehzellen einen einheitlichen Bauplan erkennen läßt, so macht doch eine kleine Reihe von Sehzellen davon eine Ausnahme: das sind die mit Phaosomen. Phaosomen sind vakuolenartige, von einer Flüssigkeit oder einer Gallertmasse erfüllte Bildungen in den Sehzellen, von kugliger, ovaler, wurstförmiger oder auch komplizierterer Gestalt, die den Raum der Zelle mehr oder weniger vollkommen erfüllen (Abb. 5). Sie werden in den Sehzellen der Egel, der Oligochaeten und der Salpen gefunden. Ob sie in der Tat untereinander homolog sind, ob Beziehungen zu den Neurofibrillen bestehen, ob bei den Egeln die Streifenstrukturen rund um die Vakuolen nicht gar Stiftchensäume sind, das sind noch offene Fragen.

Die Leistung der einzelnen Sehzelle besteht überall darin, daß sie durch Änderung der Beleuchtungsintensität in positivem oder negativem Sinne (Belichtung oder Beschattung) erregt wird. Die verschiedenen Leistungen der Sehorgane aber beruhen, bei der weitgehenden Einheitlichkeit im Bau der Sehzellen, viel weniger auf der verschiedenen Beschaffenheit dieser elementaren Bestandteile,

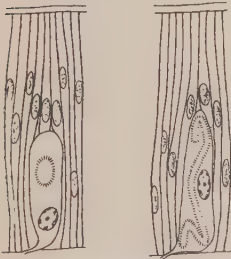


Abb. 5. Sehzellen mit Phaosomen in der Epidermis des Kopillappens bei Regenwürmern (*Allolobophora caliginosa* und *Lumbricus rubellus*). (Nach HESSE.)

als vielmehr auf ihrer Zahl und Anordnung und auf ihrer Zusammenordnung mit den Hilfseinrichtungen für die Lichtsonderung, dem Pigment und den lichtbrechenden Apparaten.

Es ist eine Reihe von Fällen bekannt, wo Sehzellen vorkommen ohne jegliche Hilfseinrichtung zur Lichtsonderung. Man kann sie *nackte Sehzellen* nennen. Bei dem Roehenegel (*Pontobdella muricata*) findet man am vorderen und hinteren Körperende Sinneszellen, die den Sehzellen in den Pigmentbecherocellen des Blutegels und anderer Egel in ihrem Aufbau gleichen, unter der Epidermis im Gewebe verstreut, ohne eine Spur begleitenden

Pigments; Ähnliches fand WHITMAN bei *Branchiellipsis*. Es ist kein Grund vorhanden, an der Sehzellnatur dieser Sinneszellen zu zweifeln. Bei unseren Regenwürmern von verschiedensten Gattungen und Arten, deren Erregbarkeit durch Licht von RUSCONI (1819), HOFFMEISTER (1845), DRAWIN (1882) und vielen anderen nach ihnen untersucht worden ist, kommen ebenfalls primäre Sinneszellen mit Binnenkörpern (Abb. 5), ähnlich den Sehzellen in den Pigmentbecherocellen von *Nais* und von Egeln, in und unter der Epidermis vor. Durch Versuche kann hier festgestellt werden, daß die Erregbarkeit der einzelnen Körperabschnitte durch Licht sich ebenso abstuft wie die Menge

jener Sinneszellen in ihnen. Am zahlreichsten liegen solche Zellen in der Oberlippe, viel weniger zahlreich am Hinterende, sehr spärlich am übrigen Körper; ebenso reagiert das Vorderende am heftigsten auf Belichtung, weniger stark das Hinterende und sehr wenig der übrige Körper. Die Sehzellen sind also hier diffus verteilt, etwa wie die Tastorgane am Wirbeltierkörper, die auch an einzelnen Stellen besonders angehäuft, an anderen spärlicher sind, oder wie bei vielen Insektenstiftchenzellen von ganz dem gleichen Bau wie jene, die in den Hörorganen der Grillen, Heuschrecken und Zikaden angehäuft vorkommen.

Meist aber sind Photoreceptoren von Pigmentanhäufungen begleitet. Das ist so häufig der Fall, daß man früher dunkles Pigment geradezu als einen wesentlichen Bestandteil der Sehorgane betrachtete und annahm, daß es für die Umwandlung des Lichtreizes in einen Plasmareiz von Wichtigkeit sei. Eine solche Meinung vom allgemeinen Vorkommen des Pigments in den Sehorganen konnte um so eher entstehen, als man diese bei kleinen Formen zunächst überhaupt nur mit Hilfe des Pigments auffand. Inzwischen hat genauere Untersuchung eine Reihe von Fällen kennen gelehrt, wo in zweifellosen Sehorganen das Pigment fehlt: bei vielen Egel n kommen Sehzellen auch außerhalb der Pigmentbecher vor; Ähnliches findet sich bei Salpen; bei dem Borstenwurm *Dialychone* liegen Haufen Sehzellen ohne Pigment an der gleichen Stelle, wo die verwandte *Chone* Pigmentbecherocelle hat. Am überzeugendsten ist die Tatsache, daß albinotische Menschen mit ihren pigmentfreien Augen doch normal sehen, wenn sie zu grelles Licht abblenden.

Das dunkle Pigment wirkt bei den Sehorganen als Lichtschirm; bei Wassertieren in einiger Tiefe genügt dazu rotes Pigment, weil die roten Lichtstrahlen, die von solchem durchgelassen würden, ins Wasser nicht tief eindringen, sondern schnell absorbiert werden. Bei den Ocellen der Insekten und Spinnen wird das Pigment oft teilweise durch Guanin (ein Tapetum) ersetzt (Abb. 10, 2). Nie wird eine Sehzelle allseitig von Pigment umgeben; stets ist die Anordnung so, daß Licht aus bestimmter Richtung zur Sehzelle gelangen kann, solches aus anderen Richtungen aber von ihr ferngehalten wird. Das Pigment bewirkt also eine Lichtsonderung, es isoliert die Sehzellen optisch, es spezialisiert sie für Licht aus ganz bestimmten Richtungen im Verhältnis zum Körper. Sind zahlreiche Sehorgane bei einem Tier vorhanden, so sind sie durch ihre Pigmentblendungen auf verschiedene Lichtrichtungen abgestimmt. Licht aus bestimmter Richtung wird dann nur eine oder wenige Sehzellgruppen erregen, andere jedoch unerregt lassen, denen wiederum andere Lichtrichtungen zugeordnet sind.

Im einfachsten Falle kann schon eine flache, zur Körperoberfläche senkrecht stehende Pigmentwand die Sehzellen, die ihr beiderseits anliegen, in entgegengesetztem Sinne optisch spezialisieren, wie bei dem Egel *Branchellion*. Vollkommen wird die optische Isolierung durch Pigmentbecher, in denen eine oder zahlreichere Sehzellen ganz (*Hirudo*, Abb. 6 c) oder doch mit ihren lichtrezipierenden Abschnitten Platzfinden (*Planaria torva*, *Pl. go-nocephala*, Abb. 6 a u. b). Solche Sehorgane werden Pigmentbecherocelle genannt. In ähnlicher Weise wirken röhren- oder schlank dütenförmige Pigmentscheiden, die eine epitheliale Sehzelle ihrer Länge nach umhüllen, und in die Licht von der basalen Seite her nicht eindringen kann, wie etwa bei den Borstenwürmern *Protula* (Abb. 17) oder *Branchiomma* (Abb. 4). Die optische Isolierung ist um so gründlicher, je tiefer und enger der Pigmentbecher ist und je weiter die rezipierenden Abschnitte der Sehzelle von seiner Öffnung entfernt sind. Eine gewisse optische Isolierung ist ja schließlich auch bei den diffus verteilten nackten Sehzellen vorhanden; denn beim Regenwurm z. B. wird, wegen der geringeren Durchsichtigkeit des

Körpergewebes, Licht, das von der linken Seite kommt, auf die Sehzelle der rechten Seite nur in stark abgeschwächtem Maße wirken können.

Die Bezeichnung Pigmentbecherocell hat nicht einen morphologischen, sondern einen physiologischen, funktionellen Sinn. Das Wesentliche bei einem Pigmentbecherocell ist, daß die rezipierenden Abschnitte der Sehzellen im Innern eines Pigmentbechers liegen. Ob die Sehzellen subepithelial liegen und die Becherwand durch eine besondere Lage von Zellen gebildet wird (*Planaria gonocephala*, Abb. 6 b) oder ob sie epithelial angeordnet sind (*Patella*, Abb. 9 a) und das Pigment in ihnen selbst oder in zwischenliegenden indifferenten Seh-

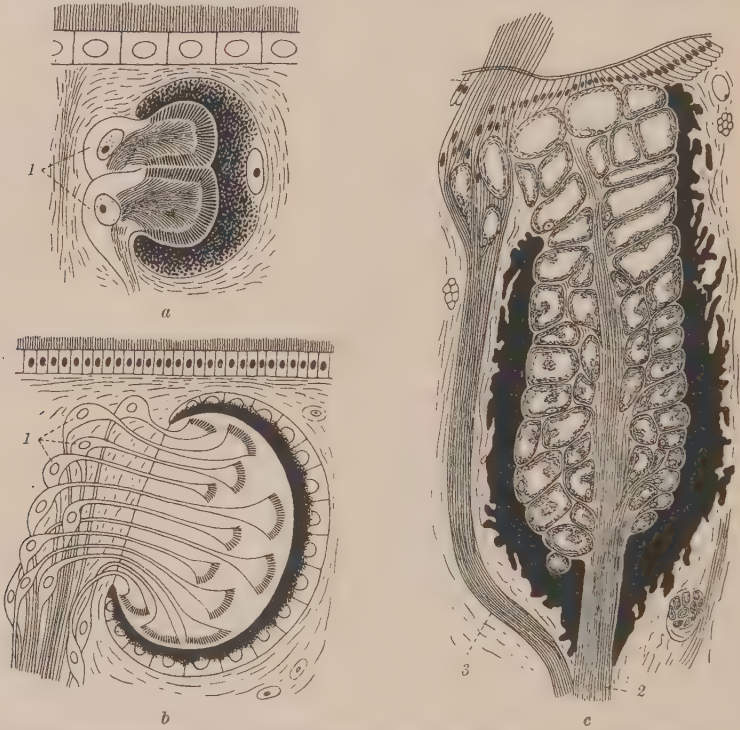


Abb. 6a—c. Pigmentbecherocelle von a *Planaria torva*, b *Pl. gonocephala*, c *Hirudo medicinalis*. 1 Sehzellen, 2 Sehnerv, 3 Nerv, der von einer Sinnesknospe und von drei außerhalb des Pigmentbechers gelegenen Sehzellen kommt. (Nach HESSE.)

zellen enthalten ist, ob sie konvertiert sind oder invertiert, d. h. mit ihren rezipierenden Enden zum Lichteinfall oder von ihm weg gerichtet sind, das ist für die Leistung des Organs ohne Bedeutung. Nicht ohne Bedeutung ist es freilich für die phylogenetische Weiterentwicklung; denn die Entwicklungsmöglichkeiten des epithelialen Pigmentbecherocells sind viel größer als die des subepithelialen (Abb. 7 u. 9). Diese einfachen Formen der Sehorgane sind sehr weit verbreitet. Invertierte subepitheliale Pigmentbecherocelle kommen vor bei manchen Scyphomedusen, bei Turbellarien, Trematoden, Nemertinen, Rotatorien, Nematoden, vielen Anneliden und ihren Larven, Crustaceenlarven, den Salpen und bei Amphioxus. Konvertierte epitheliale Pigmentbecherocelle sind vorhanden bei *Patella* und einigen anderen Schnecken, bei manchen Muscheln und einer Anzahl Anneliden.

Der Erfolg dieser Lichtsonderung durch Pigment, wie die Pigmentbecher sie bieten, ist ein Richtungssehen. Das Verhalten des Tieres wird nicht bloß

durch die Stärke des Lichtreizes beeinflusst, sondern auch durch die Richtung, aus der er kommt. Der Unterschied in der Leistung zwischen nackten Sehzellen und Pigmentbecherocellen geht aus folgenden Versuchen über den richtenden Einfluß des Lichtes hervor. Die negativ phototaktischen Regenwürmer¹ werden bei horizontaler seitlicher Beleuchtung des ganzen Tieres in 65,5% der Versuche nicht aus ihrer Kriechrichtung abgelenkt, in 30,5% wenden sie sich vom Licht weg, in 4% zum Licht hin. Dagegen antwortet in den Versuchen von TALIAFERRO² *Planaria maculata* (mit einem Paar invertierter Pigmentbecherocelle nach Art der *Pl. gonocephala*, Abb. 6b) auf die gleiche Reizung stets sofort durch scharfes Abbiegen nach der unbelichteten Seite. Wird ihr einer der beiden Ocelle fortoperiert, so verhält sie sich ebenso, wenn sie von der Seite des noch vorhandenen Ocells beleuchtet wird; trifft sie das Licht aber von der blinden Seite, so orientiert sie sich nicht zum Licht; nur wenn bei Bewegungen des Kopfes Licht in den noch vorhandenen Ocell fällt, kann Orientierung eintreten. TALIAFERRO glaubt zur Erklärung seiner weiteren Versuchsergebnisse noch annehmen zu müssen, daß diejenigen Sehzellen besonders stark gereizt werden, bei denen das Licht in der Richtung des peripheren Endes einfällt und von diesem zum Stiftchensaum geleitet wird, so daß die optische Isolierung vom Pigment unabhängig wäre; mir scheint diese Annahme in den anatomischen Verhältnissen der Ocelle keine Stütze zu finden.

Da durch das Pigment viel Licht von den Sehzellen ferngehalten wird, sind Pigmentbecherocelle um so lichtschwächer, je tiefer sie sind, d. h. je besser sie optisch isoliert sind. Dieser Mangel wird verringert, wenn durch lichtammelnde Apparate, die vor die Mündung des Pigmentbeckers treten, Licht in dessen Tiefe konzentriert wird. Solche lichtammelnde Apparate sind Linsen und Kegel aus stark lichtbrechendem, durchsichtigem Stoff.

Den Übergang von Pigmentbecherocellen zu Linsenaugen unter allmählicher Steigerung der Leistung kann man bei Anneliden und Mollusken in parallelen Entwicklungsreihen verfolgen (Abb. 7, 8 u. 9). Am Beginn der Reihe steht ein epithelialer Pigmentbecherocell (a); die rezipierenden Enden seiner Sehzellen sind durch einen Überzug von gallertiger, fast cuticularer Sekretmasse vor schädigenden und erregenden Einwirkungen des umgebenden Wassers ge-

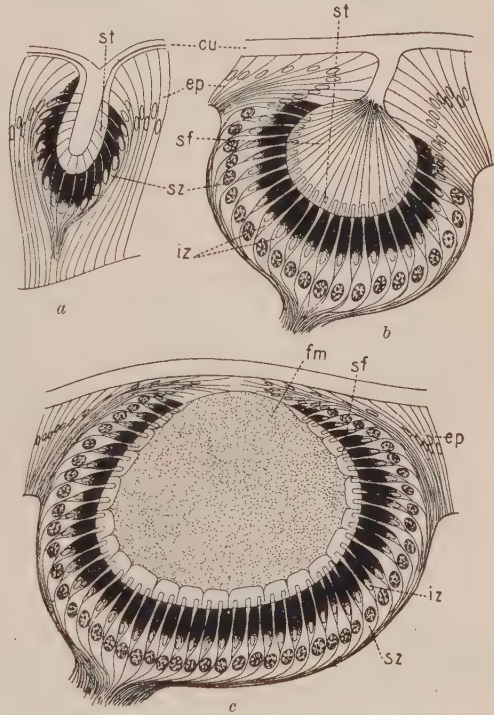


Abb. 7a-c. Entwicklungsreihe vom Pigmentbecherocell zum Linsenaugen bei Anneliden. a Ocell von *Ranzania*, b Auge von *Syllis*, c von *Nereis*. cu Cuticula, ep Epidermis, fm Füllmasse, sz Sehzellen mit Stäbchen st, iz indifferente Epithelzellen, zugleich Sekretzellen, deren Sekret fäden sf die Füllmasse liefern. (Nach HESSE, aus Handwörterbuch der Naturwiss. 9.)

¹ PARKER, G. H., and L. ARKIN: Amer. J. Physiol. 4, Nr 2, 151-157 (1901).

² TALIAFERRO: J. of exper. Zool. 31, Nr 1, 59-116 (1920).

schützt. Indem sich die Einstülpung erweitert und über dem Pigmentbecher zusammenschließt (Abb. 7b u. c, Abb. 9b), entsteht ein blasiges Gebilde, das von der distalen Seite durch eine pigmentfreie „Cornea“ Licht erhält; der Blasenraum ist ganz durch stark lichtbrechende Sekretmasse erfüllt, die entsprechend der Form der Blase etwa kugelig ist und nach Art einer Linse die von einem Punkte auf sie fallenden Strahlen konvergent macht. Solche Füllmassen sind nicht regelmäßig genug gestaltet, um scharfe Bilder von leuchtenden Gegenständen zu entwerfen; wohl aber werden sie die von einem Punkte ausgehenden Strahlen wiederum nahezu in einem Punkte hinter der Linse vereinigen. Auch liegen die rezipierenden Zellen der Füllmasse unmittelbar an,

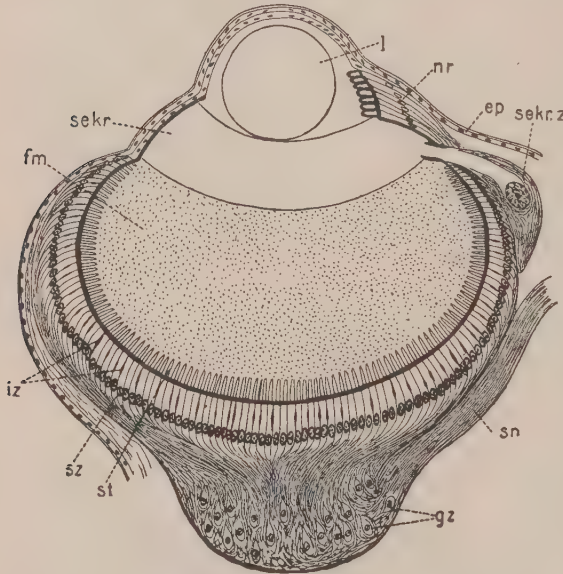


Abb. 8. Auge von *Alciope* (Fortsetzung der Reihe Abb. 7). Bezeichnungen wie dort; dazu *l* Linse, *nr* Nebenretina, *sekr. z* Sekretzelle, die die Sekretmasse *sekr.* liefert, *g2* Ganglienzellen, *sn* Sehnerv. (Nach HESSE, aus Handwörterbuch der Naturwiss. 9.)

näher als die Bildpunkte, so daß auf dem Augenhintergrunde kein scharfes Bild zustande kommt. Immerhin sind aber, infolge der lichtbrechenden Wirkung der Füllmasse, bestimmte Richtungen im Raum bestimmten Regionen des Augenhintergrundes zugeordnet. — Bei anderen Formen (*Alciopa*, Abb. 8, *Murex*, Abb. 9c) entsteht in der Füllmasse eine genau kugelige, stärker lichtbrechende Linse nach Art eines Sphärokrystalls in größerer Entfernung vom Augenhintergrund; damit werden die Bedingungen für die Entstehung eines deutlichen Bildes in der Ebene der rezipierenden Elemente weit günstiger. In noch anderer Weise kommt es zur Bildung einer solchen Linse bei den Tintenfischen (Abb. 9d), durch Aufeinanderlagerung cytogener Fasern zu einem kugeligen Linsenkörper. — Auch in der Reihe der Stirnocelle bei Insekten läßt sich die Bildung eines Linsenauges gut verfolgen (Abb. 10). Hier entsteht die Linse vor dem subepithelialen Pigmentbecher einfach durch entsprechend gestaltete Verdickung der überziehenden Cuticula.

Die lichtsammelnden Apparate der Linsenocelle können verschiedenster Herkunft sein. Neben Sekretlinsen wie bei Anneliden und Schnecken (Abb. 7c 9b u. c.) kommen Zelllinsen aus zahlreichen hellen Zellen vor (*Pecten*, Abb. 14, Stirnocelle von *Cloëon*), cuticulare Linsen bei den meisten Arthropoden, besonders Insekten (Abb. 10) und Spinnentieren und Faserlinsen bei Cephalopoden und Wirbeltieren. Morphologisch durchaus verschiedenartig, sind sie physiologisch von gleicher Bedeutung.

Im einfachsten Falle wird durch die lichtbrechenden Hilfsapparate ein vervollkommenetes Richtungssehen ermöglicht. Der Tausendfuß *Julus*, der gehäufte einfache Linsenocelle besitzt, verhält sich bei Versuchen mit horizontaler seitlicher Beleuchtung ganz ebenso wie *Planaria maculata*, bei der invertierte Pigmentbecherocelle vorhanden sind, nach den Experimenten TALIAFERROS¹. Es

¹ MÜLLER, HANS L. H.: Zool. Jb. 40, 399–488.

ist durchaus unwahrscheinlich, daß jedes Sehorgan mit Linse Bildsehen vermittelt.

Bildsehen kommt zustande als ein Mosaik von verschiedenen starken Einzel-
erregungen, die in ihrer gegenseitigen Anordnung und ihrer Stärke der Anordnung
der verschiedenen hellen Teile der Lichtquelle entsprechen. Ein Neuron kann
aber immer nur eine Er-
regung auf einmal leiten;
die Zahl der gleichzeitig
wirksamen Erregungen
hängt daher von der Zahl

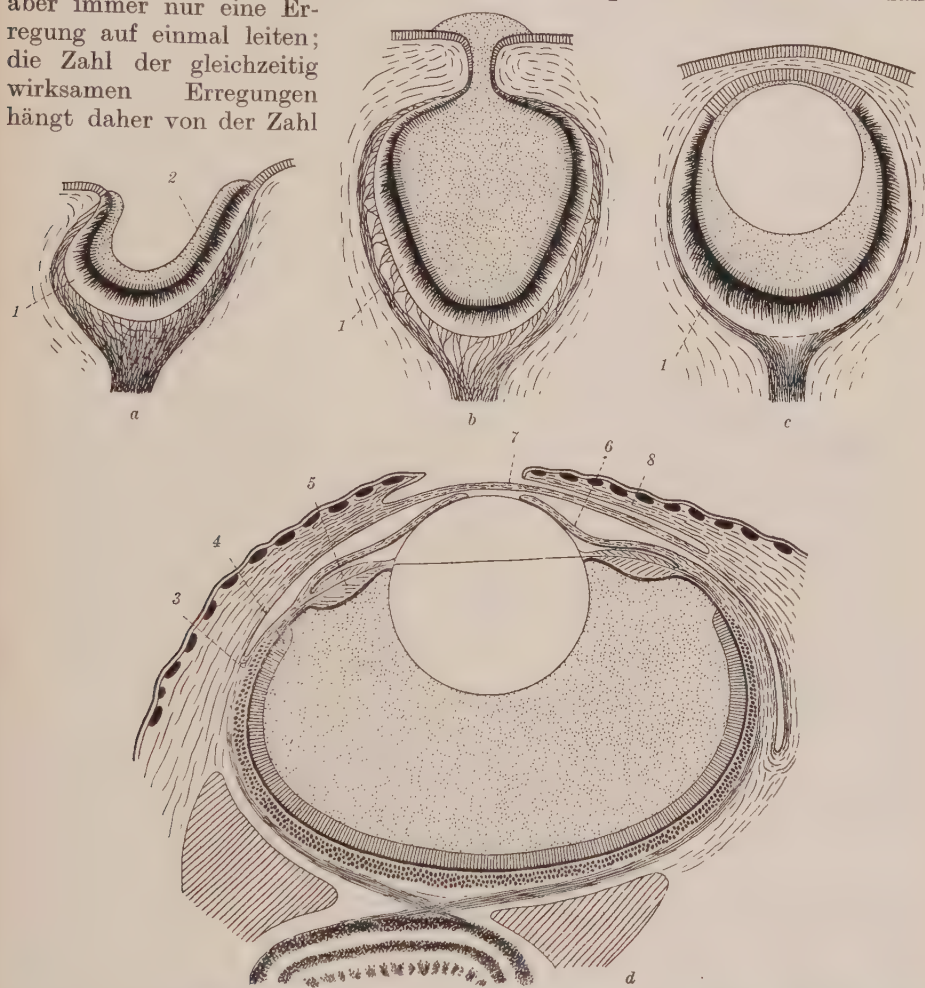


Abb. 9a—d. Entwicklungsreihe vom Pigmentbecherocell zum Linsenauge bei Mollusken. *a* Ocell von *Patella*, *b* Auge von *Haliotis*, *c* von *Murex*, *d* von einem Tintenfisch. 1 Retina, 2 Sekretmasse, 3 Kerne der Sehzellen, 4 Stäbchenschicht, 5 Mutterboden der Linsenfasern, 6 Iris, 7 Cornea, 8 Augenlid.

der Neuronen, d. i. der Sehzellen ab. Es muß nun eine Anzahl Grundbedingungen erfüllt sein, damit durch ein Linsenauge Bildsehen möglich ist. 1. Die Linse muß durch geeignete Form und hinreichende Brechkraft imstande sein, das reelle Bild eines leuchtenden Gegenstandes in nicht zu großem Abstände von ihrer Hinterfläche zu entwerfen. 2. Die Sehzellen müssen derartig zu einer Retina angeordnet sein, daß sie in der Ebene dieses Bildes stehen. 3. Da der Abstand des Bildes von der Linse mit der Entfernung des Gegenstandes wechselt, empfängt die Retina von näheren Objekten nur bei bestimmter Entfernung des Objekts ein scharfes Bild; für jede andere Entfernung ist eine Änderung des

Abstandes zwischen Linse und Retina oder eine Änderung der Brechkraft der Linse nötig (also eine Akkommodation), wenn das Bild scharf sein soll. 4. Um ein genügend feines Mosaik von Einzelerregungen zu liefern, muß die Zahl der Sehzellen, die das Bild rezipieren, möglichst groß sein. Je geringer die Zahl der Sehzellen, je weniger regelmäßig die Gestalt der Linse ist, um so weniger wird die Leistung eines Linsenocells über Richtungssehen hinausgehen.

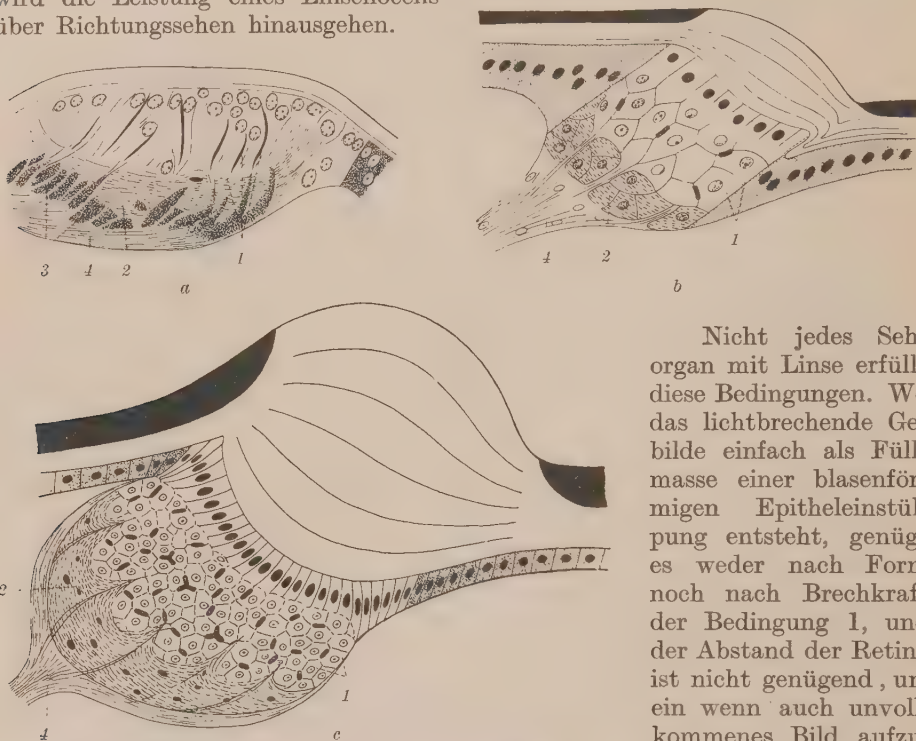


Abb. 10 a-c. Stirnocelle von *a* *Machilis*, *b* *Nemobius* und *c* *Gryllotalpa*. 1 Sehzellen, 2 Tapetum, 3 Pigmentzellen, 4 Sehnervenfaser. (a nach HESSE, b und c nach LINK.)



Abb. 11. Linsenocell von *Pleurobranchus*. 1 Sehzellen, 2 Stiftchensaum, 3 Füllmasse. (Nach WILLEM.)

Orthopteren, Abb. 10 b u. c) die Sehzellen gar nicht in einer Ebene angeordnet, sondern liegen in mehreren Schichten ohne bestimmte Ordnung hinter der Linse, so daß Bedingung 2 nicht erfüllt und deshalb trotz regelmäßig geformter Linse mit großer Brechkraft ein Bildsehen ausgeschlossen erscheint. Für zahlreiche Linsen-
augen ist weder der Abstand zwischen Linse und Retina noch die Form und damit die Brechkraft der Linse veränderlich, so daß eine Akkommodation nicht möglich ist und die Bilder in vielen Fällen unscharf werden. Endlich ist bei manchen Linsenocellen die Zahl der Sehzellen so gering, daß ein Bildsehen ausgeschlossen erscheint. Schon bei der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) stehen die Sehzellen sehr spärlich; bei manchen Opisthobranchiern sind im ganzen Ocell nur 8–10 Sehzellen vorhanden (*Pleurobranchus*, Abb. 11; ähnlich *Aeolis*, *Polycera*); das gleiche gilt für die Stirnocelle der Köcherfliegen, für die Larvenaugen der

Nicht jedes Sehorgan mit Linse erfüllt diese Bedingungen. Wo das lichtbrechende Gebilde einfach als Füllmasse einer blasenförmigen Epitheleinstülpung entsteht, genügt es weder nach Form noch nach Brechkraft der Bedingung 1, und der Abstand der Retina ist nicht genügend, um ein wenn auch unvollkommenes Bild aufzufangen (Abb. 7 c). Nicht selten sind aber auch (z. B. Stirnocelle von

Schmetterlingsraupen und für die Ocelle vieler Myriopoden (z. B. *Lithobius*). So gibt es bei Sehorganen mit Linsen allerhand Übergänge vom Richtungssehen zum Bildsehen.

In manchen Linsenaugen werden, bei Erfüllung der Bedingungen 1, 2 und 4, durch besondere Anordnung der Sehzellen Leistungen erreicht, die jene der höchstentwickelten Linsenaugen, bei Cephalopoden und Wirbeltieren, in bestimmter Richtung übertreffen. In den Augen der Schwimmschnecken (Heteropoden) stehen auf dem kielförmigen schmalen Augengrund die Sehzellen in einer Anzahl von langen Firsten nebeneinander (Abb. 12), und ihre rezipierenden Enden bilden schmale Mosaikbänder, die mit ihrer schmalen Ausdehnung nahezu in die Richtung der Augenachse fallen; auf den der Linse näheren Stiftchensäumen entsteht also ein Bild von fernerer Lichtpunkten,

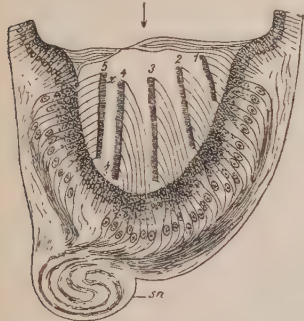


Abb. 12. Retina von *Pterotrachea*. Der Pfeil zeigt die Richtung des Lichteinfalls. *sn* Sehnerv, 1–5 die Gruppen der Sehzellen. (Nach HESSE.)

auf den Stiftchensäumen in größerer Tiefe ein Bild näherer Lichtpunkte (Abb. 13). Wäre die Zahl der Sehzellschichten in der Firste größer, so könnten hier Bilder von Gegenständen rezipiert werden, deren Fläche der Augenachse nahezu parallel steht. Wahrscheinlich ist die Leistung solcher Augen eine besondere Art von Bewegungssehen, wobei die Bewegung eines Lichtpunktes in der Richtung auf das Auge zu oder von ihm fort eine zusammenhängende Reihe von Erregungen

hervorrufen, also besonders deutlich rezipiert wird. Eine ähnliche Leistung darf man wohl solchen Linsenaugen zuschreiben, in denen, bei Erfüllung der sonstigen Bedingungen für die Bildrezeption, zwei Retinae hintereinander vorhanden sind, wie in den Stirnocellen der Libellen oder in den Augen der Kammschel (*Pecten*, Abb. 14). Die ökologische Bedeutung einer solchen Einrichtung ist wohl die, daß das Herankommen oder Fortgehen eines Objekts, etwa eines Feindes oder einer Beute, mit dem Übergange seines Bildes von einer Retina auf die andere besonders eindringlich signalisiert wird.

Die höchste Stufe des Bildsehens wird erst dort erreicht, wo bei außerordentlicher Vermehrung der Sehzellen die Schärfe des Bildes gesteigert wird nicht nur durch Akkommodation, sondern auch durch die Regulierung der Menge des wirksamen Lichts vermittle der Verengung bzw. Erweiterung der Pupille und wechselnder Pigmentumhüllung der rezipierenden Elemente. Das findet nur bei Cephalopoden und Wirbeltieren statt.

Wie die Leistung der Sehorgane durch Vermehrung der Sehzellen wesentlich erhöht wird, vor allem im Linsenaugen, aber auch im Pigmentbecherocell, so kann sie andererseits auch gesteigert werden durch Vermehrung der Einzelorgane, wobei diese dann sehr wenige Sehzellen enthalten können; statt weniger großer

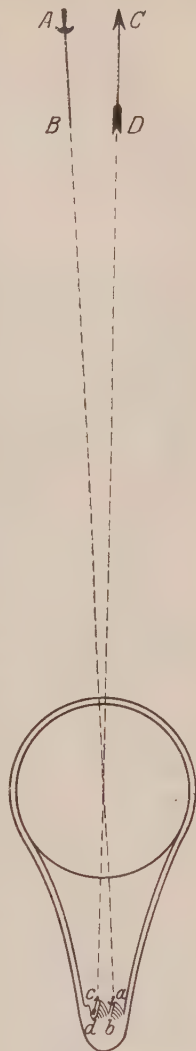


Abb. 13. Linsenaugen eines Heteropoden, mit Schema der Bildrezeption. (Nach HESSE.)

Augen viele kleine. Dies Mittel ist sehr verbreitet. Durch Häufung werden Pigmentbecherocelle zu höherer Leistung vereinigt; dabei divergieren die Achsen der einzelnen Pigmentbecher, und die Einzelocelle werden so für Strahlen aus

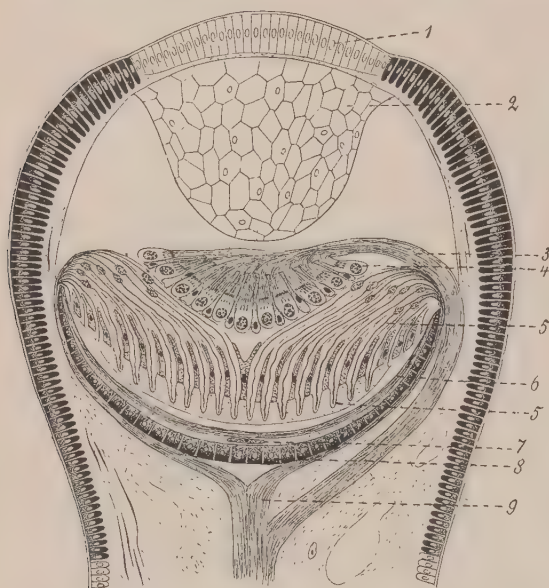


Abb. 14. Schema des Auges von *Pecten*. 1 Cornea, 2 Linse, 3 distaler Ast des Sehnerven, 4 distale Schicht Sehzellen, 5 proximale Schicht Sehzellen, mit Stäbchen 5', je von einer Neurofibrille durchzogen, 6 Tapetum, 7 Kern einer Tapetumzelle, 8 Pigmentepithel, 9 proximaler Ast des Sehnerven. (Etwas verändert nach KÜPPER.)

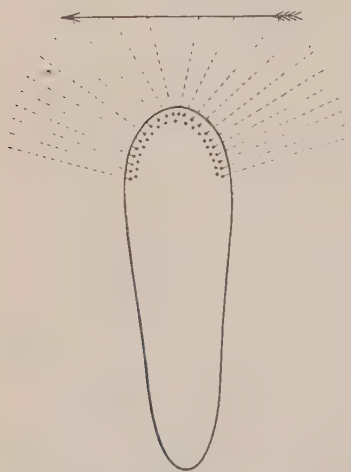


Abb. 15. Schema für die Erklärung des Bewegungsehens. (Nach HATSCHKE.)

Gesamtgesichtsfeld ist in Einzelfelder geteilt, deren jedes einem Einzelocell zugeordnet ist (Abb. 16). Dadurch kommt auch hier ein Mosaik von Einzelerregungen zustande, deren jede aber in einem besonderen Sehorgan entsteht: also eine andere Art von Bildsehen; JOHANNES MÜLLER hat es musivisches Sehen genannt.

verschiedenen Richtungen spezialisiert (Abb. 15). Beim Blutegel stehen 12, bei unserem Strudelwurm *Polycelis* bis zu 100 solcher Ocelle mit strahligh divergierenden Achsen in einer Reihe um das Vorderende herum; in anderen Fällen stehen die Ocelle mehr zu Haufen. Solche Vermehrung der Pigmentbecherocelle findet sich sehr häufig bei Strudelwürmern (Landplanarien, Polycladen), Nemertinen und Anneliden und ist auch im Neuralrohr von Amphioxus vorhanden. Auch Linsenocelle können in dieser Weise gehäuft werden. Das ist der Fall bei vielen Tausendfüßern (*Julus* mit bis 80 Ocelen jederseits, *Glomeris*, *Lithobius*) und bei Insektenlarven (Ameisenlöwe, *Dytiscus*-Larve, Schmetterlingsraupe). Durch solche Häufung von Pigmentbecherocellen oder Linsenocellen

mit verschiedener Achsenstellung wird nicht nur das Richtungssehen sehr vervollkommenet, sondern auch eine Erhöhung der Leistung in anderer Weise erzielt: ein leuchtender Gegenstand (oder ein Schatten), der sich an dem Tiere vorbeibewegt, wird der Reihe nach verschiedene Ocelle erregen, und die Reihenfolge dieser Erregungen ist verschieden je nach der Richtung der Bewegung. So kommt es zu einem Bewegungsehen.

Rücken aber die Einzelorgane mit divergenten Achsen noch näher zusammen, so wird die Gesamtleistung mehr und mehr zum Bildsehen werden. Wenn die optische Isolierung des einzelnen Ocells so gründlich ist, daß zu den rezipierenden Elementen seiner Sehzellen nur Strahlen gelangen, die ganz oder nahezu parallel der Achse des Ocells einfallen, so schließen sich die „Gesichtsfelder“ der Einzelocelle so nahe zusammen wie die Einzelocelle selbst und das

Man kann sich ein Mosaik, etwa ein Schachbrett, so vor dieses Gesamtsehorgan gebracht denken, daß jedem Einzelocell ein Feld des Brettes zugeordnet ist, d. h. daß er gerade von den Strahlen erregt wird, die von diesem Felde ausgehen; die Anordnung der Einzelerregungen wird dann die gleiche sein wie die An-

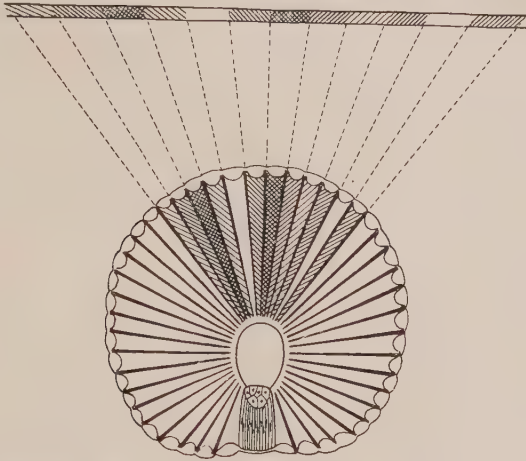


Abb. 16. Schema des Bildsehens (für die Komplexaugen des Ringelwurms *Branchiomma*). (Nach HESSE.)

ordnung der verschiedenen Helligkeiten im Objekt. Den Fortschritt vom Richtungs- und Bewegungssehen zum Bildsehen zeigt die Reihe von Sehorganen, die auf den „Kiemen“ gewisser Röhrenwürmer vorkommen (Abb. 17); bei *Branchiomma* (Abb. 16) ist das geschilderte Endziel erreicht. Auch die Muschel *Arca* hat an ihrem Mantelrand ähnlich gebaute Organe, doch mit einer viel geringeren Zahl von Einzelocellen, oder, wie man beim zusammengesetzten Auge sagt, von Ommen. Im übrigen kommen zusammengesetzte Augen, die in solcher Weise arbeiten, hauptsächlich bei Krebsen und Insekten (Komplexaugen, Facettenaugen) in allgemeiner Verbreitung vor. Unter den Tausendfüßern, wo gehäufte Linsenocelle sehr verbreitet sind, zeigt nur *Scutigera* die Ocelle so eng zusammengedrängt, daß dadurch ein Komplexauge entstanden ist, analog dem der Insekten und Krebse.

Die Deutlichkeit des Bildes wird beim Komplexauge durch die Zahl der Einzelommen bestimmt, deren Sehfelder der leuchtende Gegenstand

ausfüllt. Die Zahl der Ommen ist wechselnd; in manchen Fällen, zumal bei starker Divergenz der Achsen der Ommen, genügt sie wohl kaum, um ein Bildsehen zu ermöglichen. Das gilt für Fälle wie beim ♀ des Leuchtkäferchens (*Lampyris*) oder beim Ohrwurm (*Forficula*) mit jederseits nur 300 Ommen im Komplexauge, noch mehr natürlich für die Arbeiter der Termiten *Hodotermes vagus* mit 30, oder der Ameise *Solenopsis fugax* mit nur 6–9 Ommen jederseits. Dagegen wird die Zusammensetzung des Komplexauges aus so zahlreichen



Abb. 17. Anordnung der Pigmentbecherocelle auf den „Kiemen“ der Ringelwürmer *Hypsicomus*, *Protula* und *Sabella*. (Nach HESSE.)

Ommen wie bei einer großen Libelle (10000) oder beim Totenkopf (*Acherontia*; 12000) zur Rezeption leidlich deutlicher Bilder ausreichen.

Die Steigerung der Sehleistung bis zum Bildsehen ist für den Haushalt der Tiere von allergrößter Wichtigkeit. Wie durch den Geruchssinn wird dann auch durch den optischen Sinn eine Orientierung in die Ferne möglich, zwar beschränkt auf die helle Zeit des Tages, aber dafür in vieler Beziehung ausgiebiger, allseitiger und meist weiterreichend als die Orientierung durch Geruch. Dadurch wird für viele Tiere das Sehorgan zum leitenden Sinnesorgan; wir finden das besonders bei solchen Gruppen, bei denen gleichzeitig die Beweglichkeit sehr hoch ausgebildet ist. Hohe Leistungsfähigkeit der Augen gestattet eine Steigerung der Bewegungsleistungen; Tiere wie die Libellen und Schwärmer unter den Insekten und die Vögel unter den Wirbeltieren sind Belege dafür; sie sind Augentiere.

Phototropismus und Phototaxis der Tiere.

Von
ALFRED KÜHN
Göttingen.

Mit 20 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

BUDDENBROCK, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie. S. 9—32. Berlin 1925—1928. — KÜHN, A.: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — MAST, S. O.: Light and the Behavior of Organisms. New York 1911. — RADL, EM.: Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig 1903.

Phototropismus und *Phototaxis* unterscheiden wir im Sinne der Botaniker als die gerichteten Wachstumsreaktionen festsitzender und die Bewegungsreaktionen frei beweglicher Organismen, die durch Lichtreize ausgelöst werden¹.

Phototropismus zeigen manche festgewachsenen Cölenteraten; z. B. krümmen sich die wachsenden Polypenindividuen von Eudendrium bei einseitiger Beleuchtung gegen die Lichtquelle hin, bis die Stiele der Polypenköpfchen in die Lichtrichtung eingestellt sind. Die Krümmungen scheinen darauf zu beruhen, daß das Wachstum auf der belichteten Stielseite unmittelbar gehemmt wird.

Unter den **Phototaxien** sind zwei Gruppen zu unterscheiden, die als *phobische* Reaktionen (Schreck- oder Unterschiedsreaktionen, Phobotaxien) und als *topische* Reaktionen (Einstellungs- oder Orientierungsreaktionen, Topotaxien) bezeichnet werden. Die phobische Reaktion ist ungerichtet, die topische gerichtet. Die phobische Reaktion wird ausgelöst durch eine Veränderung der Reizintensität in der Zeit, die topische Reaktion durch verschiedene räumliche Einwirkung des Reizmittels auf den Organismus. Wenn dieselben Bezeichnungen für die Reaktionen von Pflanzen, Protisten und Nervmuskeltieren gebraucht werden, so muß nachdrücklich betont werden, daß damit nur der äußerlich gleichartige Bewegungserfolg gekennzeichnet werden soll, daß aber der ganze Reaktionsablauf von der Reizaufnahme bis zur Ausführung der Bewegungen in diesen Organismenreichen vollkommen verschieden ist.

Phobische Reaktionen.

Der phobisch reagierende Organismus ändert ruckweise seine Bewegungsrichtung (Unterschiedsreaktion, Schreckbewegung PFEFFER, Vermeidungsreaktion, Fluchtbewegung JENNINGS), wenn die Reizintensität um einen bestimmten

¹ Die *Photokinese* oder *kinetische Lichtwirkung* [ENGELMANN: Pflügers Arch. **30** (1883)], die darin besteht, daß ein ruhendes Tier durch Licht zu Bewegungen veranlaßt wird oder daß die Geschwindigkeit der Bewegung von der Lichtintensität abhängt, wird hier beiseite gelassen.

Betrag wechselt; die neue Bewegungsrichtung zeigt keine bestimmte Orientierung zur Lichtrichtung. Führt sie wieder zu einer reaktionsauslösenden Reizdifferenz, so wiederholt sich die Änderung der Bewegungsrichtung so oft, bis eine Richtung erreicht wird, in der keine reaktionsauslösende Intensitätsänderung erfolgt; in dieser bewegt sich der Organismus reaktionslos weiter oder kommt zur Ruhe. Der reaktionslose Zustand oder *Indifferenzzustand* wird also durch „Probieren“, durch die „Versuchs- und Irrtumsmethode“ (JENNINGS) gefunden¹.

Viele Tiere halten sich, wenn sie zwischen benachbarten Orten verschiedener Helligkeit wählen können, entweder vorwiegend oder ausschließlich im Hellen (Skotophobie) oder im Dunkeln auf (Photophobie). Wenn sie bei ihren Läufen in die ihrer Lichtstimmung entsprechende Helligkeit geraten, über-

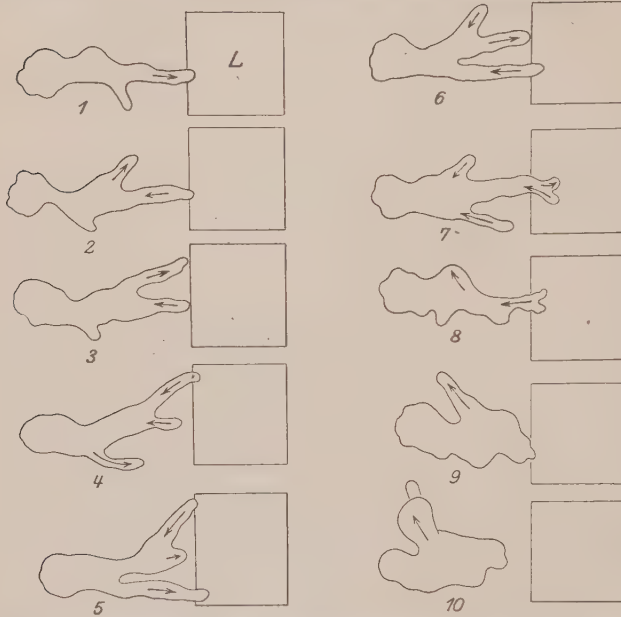


Abb. 18. Reaktion einer Amöbe an der Grenze eines hellen Feldes (L), 10 aufeinanderfolgende Bewegungszustände; die Pfeile geben die Strömungsrichtung des Protoplasmas an. (Nach MAST, 1911.)

schreiten sie die Grenze ohne Reaktion. Bei einem Übergang in entgegengesetzter Richtung tritt eine phobische Reaktion ein. Bei manchen Tieren liegt innerhalb einer Reihe von abgestuften Helligkeiten ein gewisser Stärkebezirk, der keine Schreckreaktion auslöst, das *Optimum* oder die *Indifferenzzone*². Wenn sich das Tier bei einer Intensitätsänderung nach dem Optimum zu, in *indifferentem Sinne*, bewegt, tritt keine Reaktion ein; sobald es aber von ihm weg zu höheren oder niederen Intensitäten übergeht, wird es durch eine Schreckreaktion zurückgeworfen.

Charakteristische phobische Reaktionen auf Änderungen der Lichtintensität kommen bei Tieren sehr verschiedener Organisationshöhe, Einzelligen wie Vielzelligen, vor; ihr Verlauf im einzelnen ist von der Einrichtung der Rezeptions-, Erregungsleitungs- und Bewegungseinrichtungen abhängig.

Tritt eine Amöbe in ein stark belichtetes Feld mit einem Pseudopodium ein, so hört dessen Vorwärtsbewegung auf, und das Plasma fließt von der gereizten Stelle weg. Das Pseudopodium wird eingezogen und andere werden in neuen Richtungen gebildet, bis schließlich der Weg nicht mehr über die Helligkeitsgrenze führt (Abb. 18). Hier ist die unmittelbare Reaktion eine lokale, das Wegströmen des Plasmas von der gereizten Stelle. Sonst sind der Ort der Reizauf-

¹ JENNINGS, H. S.: Contributions to the study of the behavior. Carnegie Inst. of Washington, Publ. Nr. 16 (1904) — Behavior of the lower organisms. New York 1906. Übersetzt: Das Verhalten der niederen Organismen. Leipzig u. Berlin 1910. — HOLMES, S. J.: The selection of random movements as a factor in phototaxis. J. comp. Neur. **15**, 98—112 (1905).

² KÜHN, A.: Orientierung der Tiere im Raum, S. 7, 63. Jena 1919.

nahme und die Organe der Ausübung der Reaktion getrennt. Negativ phototaktische *Ciliaten* reagieren beim Eintritt in eine belichtete Gegend mit einer charakteristischen Folge von Bewegungen (Abb. 19). Das Tier macht mit der Vorwärtsbewegung halt, schwimmt bei starker Reizung ein Stück rückwärts, indem alle Wimpern in entgegengesetzter Richtung schlagen, führt eine Wendung aus und schwimmt wieder vorwärts. Die Richtung der Wendung ist nur durch den Bau des Tieres bestimmt und von der Richtung, in der die Strahlen an der Intensitätsgrenze einfallen, völlig unabhängig.

Bei manchen Tieren wechseln Licht- und Schattenscheu mit physiologischen Zuständen, die auf inneren Änderungen (Stoffwechsel, Entwicklungszuständen) beruhen oder durch gleichzeitig einwirkende äußere Reize hervorgerufen werden. Bisweilen wirkt Gewöhnung mit; nach Dunkelaufenthalt sind die Tiere negativ, nach Helltaufenthalt positiv gestimmt.

Mittelbare Orientierung durch phobische Akte.

Die einzelne phobische Reaktion ist von der Richtung, in welcher das Licht einfällt, unabhängig und wird nur von dem Wechsel der Lichtintensität in der Zeit ausgelöst. Wenn sich ein Organismus unter der Wirkung gerichteten Lichtes dauernd bewegt, so kann jedoch durch eine Kette einzelner phobischer Reaktionsakte eine Fortbewegung in bestimmter Richtung zustande kommen. Wenn das Vorderende eines phototaktischen Tieres in höherem Maße oder allein durch Licht reizbar ist, wird aus den verschiedenen Richtungen schließlich die ausgewählt, in welcher das Vorderende der größten oder der geringsten Lichtintensität ausgesetzt ist.

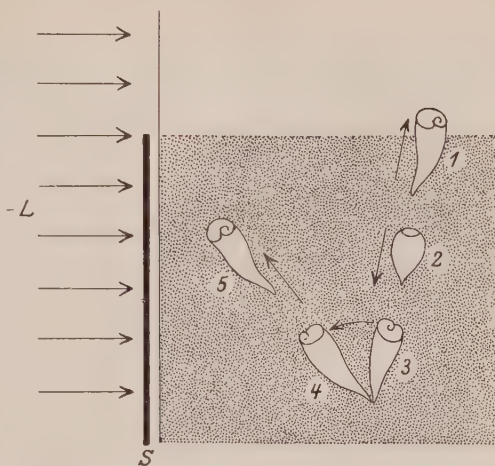


Abb. 19. Unterschiedsreaktion von *Stentor* auf Belichtung. L Lichtstrahlen, S Schirm, 1–5. Aufeinanderfolgende Stadien der Reaktion. (Schema.)

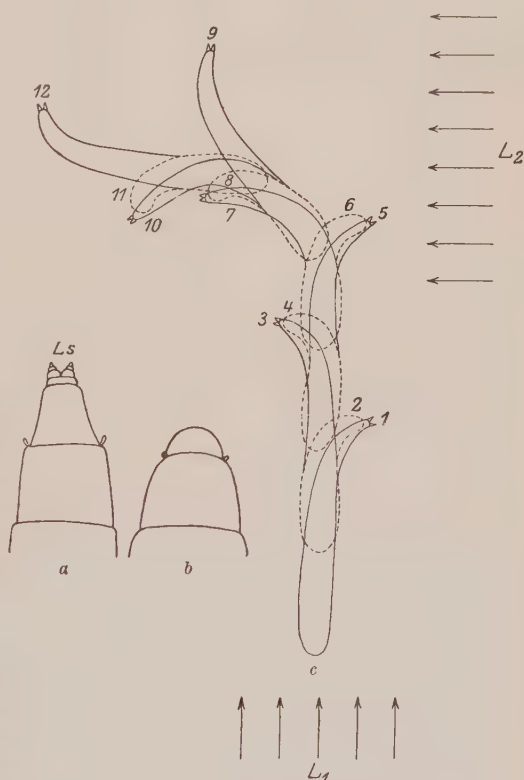


Abb. 20. *Musca*-Larve. a , b Vorderende der Larve, a ausgestreckt, b kontrahiert. Ls Lichtsinneshöcker. c Fortbewegung und Orientierung der Larve. 1–12 aufeinanderfolgende Bewegungs- und Orientierungsstadien. Wenn die Larve bis 5 gekommen ist, wird die Belichtung von L_1 aus durch die von L_2 ersetzt. (Nach MAST, 1911.)

Bei dem negativ phototaktischen *Ciliat* Stentor z. B. erfolgt jedesmal, wenn das empfindlichere Peristom dem Licht ausgesetzt wird, eine Unterschiedsreaktion, neue Richtungen werden ausprobiert, bis das Vorderende von der Lichtquelle fort in den Schatten des Körpers hinüberschwingt. In dieser Stellung wird im Felde einer Lichtquelle das Vorderende nicht weiter Belichtungsänderungen ausgesetzt, daher werden keine neuen Reaktionen ausgelöst und der Organismus behält die mit dem Vorderende von der Lichtquelle abgewendete Schwimmrichtung bei (JENNINGS, MAST).

Ganz entsprechende Fälle kommen, wenn auch selten, bei *Vielzelligen* vor. Bei *Fliegenlarven* (*Musca*) liegen am Vorderende, dicht nebeneinander, durch Licht erregbare Sinneshöcker (Abb. 20). Bei der Vorwärtsbewegung, die unter abwechselnder Kontraktion und Streckung vor sich geht, wird das Vorderende regelmäßig nach rechts und links hin- und hergebogen (Abb. 20c). Wird die Larve plötzlich stärker belichtet, so reagiert sie dadurch, daß sie ihr Vorderende heftiger seitwärts schwingt als gewöhnlich. Bei Beleuchtung von einer Seite erhält das Tier jeweils einen stärkeren Reiz, wenn das lichtempfindliche Vorderende nach der Lichtquelle hingeschwungen wird, als bei der Wendung zur Gegenseite (Abb. 20c, 5–12). So folgt also auf jede Wendung zur Lichtquelle ein verstärktes Abbiegen nach der anderen Seite, und das Tier wird so allmählich in die Kriechrichtung gebracht, in der das Vorderende vom Licht abgewandt ist. Die Reaktion, stärkeres Schwingen des Vorderendes zur Seite, wird also ausgelöst durch einen zeitlichen Wechsel der Intensität der Belichtung des Vorderendes. Die Orientierung in die Lichtrichtung ist die Folge wiederholter Probierbewegungen.

Topische Reaktionen.

Bei den topischen Reaktionen (Topotaxien) orientiert sich der Organismus unmittelbar zur Lichtrichtung. Die *Reaktion* besteht stets in einer *Drehung*, deren Richtung durch die örtliche Verteilung der Reize auf dem Sinnesapparat bestimmt wird.

Topische Reaktionen setzen eine bestimmte *Einrichtung der Lichtsinnesorgane* und des *Nervensystems* voraus¹. Durch den Bau der einzelnen Sehorgane oder durch ihre Lage am Körper oder durch beide Bedingungen muß eine Unterscheidung der aus verschiedenen Richtungen kommenden Strahlen möglich sein. Bei bilateralsymmetrischen Tieren, die sich am Boden fortbewegen, werden zum mindesten die rechts und links von der Symmetrieebene auftreffenden Strahlen getrennt recipiert; bei freischwimmenden oder fliegenden Formen, die sich nach dem Licht orientieren, werden meist die dorsal und ventral auftreffenden Strahlen ebenfalls unterschieden. Durch bestimmte Nervenbahnen muß die von verschiedenen Sinnesstellen ausgehende Erregung verschiedenen Teilen des Bewegungsapparates oder verschiedenen Koordinationszentren zugeleitet werden. Bestimmte *Dreh- oder Wendereaktionen* führen die Tiere aus einer unorientierten in die orientierte Lage über. Wenn passive Verschiebungen, Unregelmäßigkeiten der Fortbewegung oder pendelnde Suchbewegungen die Orientierung stören, führen *Kompensationsdrehungen* wieder zu ihr zurück. Die *Fortbewegung* im orientierten Zustand zum Licht hin, vom Licht fort oder in anderer Richtung spielt für die Beurteilung des Orientierungsmechanismus gar keine Rolle. Das zeigt schon die phototaktische Transversaleinstellung, bei der die Richtung der Fortbewegung von dem im Dienste der Erhaltung der physiologischen Normal-

¹ Vgl. W. v. BUDDENBROCK: Handlungstypen der niederen Tiere. Berl. klin. Wschr. 1921, 923.

lage stehenden „Lichtrückenreflex“ (v. BUDDENBROCK) ganz unabhängig ist. Sehr deutlich kommt dies auch in denlichtsymmetrischen *Ruhestellungen* zum Ausdruck, die von vielen Insekten, Krebsen, Fischen eingenommen werden.

Es gibt mehrere *Typen* von topischen Reaktionen, die in Rücksicht auf die Weise, in der sie ausgelöst werden, den Einstellungseffekt und den Reflexmechanismus, der diesen vermittelt, wesentlich verschieden sind¹. Wir unterscheiden als Haupttypen: Tropotaxis (Symmetrieeinstellung), Telotaxis (Zieleinstellung) und Menotaxis (Beibehaltung des augenblicklichen Gesichtsfeldes). Die Reaktionsweisen einzelner Tiere stellen Übergänge zwischen diesen vielfach verbreiteten Haupttypen der topischen Phototaxis her.

a) Tropotaxis.

Bei der tropotaktischen Orientierung stellt sich ein bilateralsymmetrischer Organismus zu einer Lichtquelle symmetrisch ein. Die Einstellung kann positiv, negativ oder transversal (Lichtrückeneinstellung) sein. Eine Reaktion wird da-

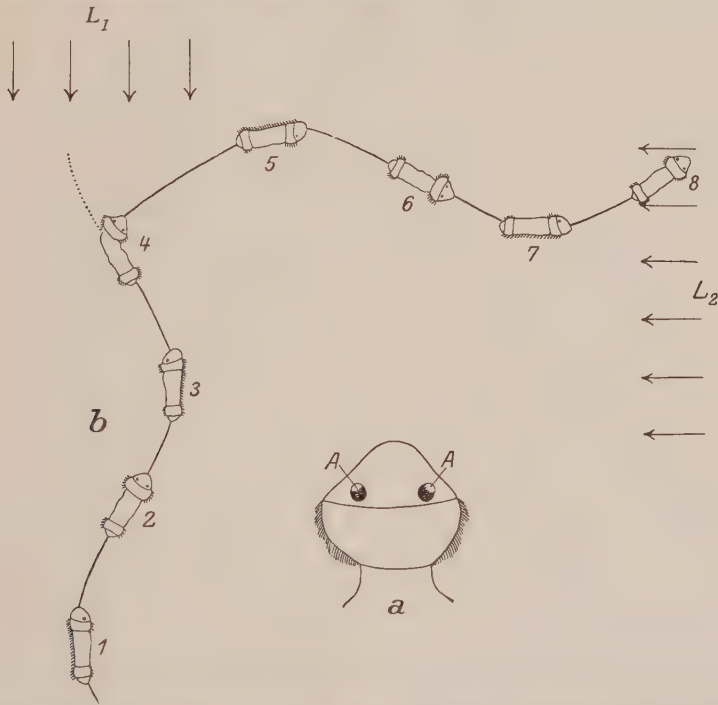


Abb. 21. Arenicola-Larve. a Kopf der Larve. A Augenflecke. b Schwimmen der Larve in einer Spirale und Orientierung. 1–8 aufeinanderfolgende Bewegungsstadien. Wenn die Larve nach 3 gekommen ist, wird Belichtung L_1 durch die von L_2 ersetzt. Reaktion tritt erst in 4 ein, wenn die Larve in unsymmetrische Lage zum Lichteinfall gekommen ist. (Nach MAST, 1911.)

durch ausgelöst, daß die Sehorgane der beiden Seiten *ungleich stark* gereizt sind; das Tier dreht sich, bis die Ungleichheit beseitigt ist. Die entsprechenden Sinnesstellen der beiden Seiten sind mit antagonistischen Bewegungseinrichtungen verbunden.

Einen einfachen Fall tropotaktischer Orientierung veranschaulicht die *Larve* des *Anneliden* *Arenicola*, die an ihrem Kopfabschnitt zwei Augenflecke besitzt (Abb. 21). Freischwimmend bewegt sie sich durch Cilienschlag unter Drehung

¹ KÜHN, A.: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919.

um die Längsachse in einer Spirale vorwärts. Sie ist positiv phototaktisch. Wird sie von der einen Seite beleuchtet, so krümmt sie durch einseitige Kontraktion der Längsmuskulatur ihr Vorderende nach der Lichtquelle zu, und die Richtung der Schwimmkurve biegt in die Lichtrichtung ein (Abb. 22). Wenn

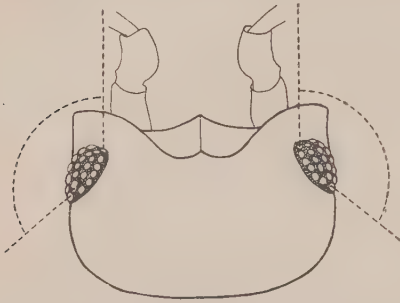


Abb. 22. Kopf von *Cylisticus convexus* (Assel) von oben mit eingetragenen Gesichtsfeldwinkeln.

die Dorsal- oder die Ventralseite und damit beide Augenflecke gleichmäßig beleuchtet werden, tritt keine Reaktion ein. Versuche an Larven, die, unter einem Deckglas festgelegt, am Schwimmen in Spiralen verhindert sind, zeigen, daß Erhöhung der Belichtung des einen Auges wie Verminderung der Belichtung des anderen Auges (bei gleichbleibender des einen) die gleiche Wirkung haben; das Tier biegt sich jedesmal nach der Seite des stärker belichteten Auges. Dabei ist es gleichgültig, ob die Lichtstrahlen auf das Auge von unten, oben,

vorn oder der Seite auftreten. Die Orientierungsreaktion wird also allein ausgelöst durch die *Verschiedenheit der Reizintensität auf beiden Seiten*.

Beim negativ phototaktischen *Regenwurm* wird eine typische tropotaktische Orientierung durch die Lichtsinneszellen vermittelt, die über die ersten 5–6 Segmente verteilt sind.

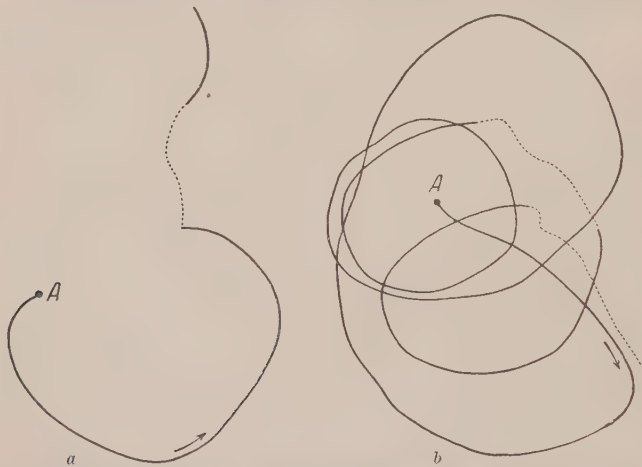


Abb. 23. Kriechspuren von einseitig geblendeten Asseln bei Oberlicht.
a *Cylisticus*, negativ, links geblindet, Wendung zum geblendeten Auge.
b *Armadillidium*, positiv, links geblindet, Wendung zur sehenden Seite.
A Ausgangsstelle. Die punktierten Abschnitte sind bei Dunkelheit gelaufen.
(Nach A. MÜLLER, 1925.)

Von einer Seite beleuchtet wendet er sein Vorderende nach der beschatteten Seite ab¹.

Auch Tiere mit höher organisierten Augen können tropotaktisch reagieren. Als Beispiel können *Landasseln* dienen². Sie besitzen einfache Facettenaugen, deren Ommatidienanzahl bei den verschiedenen Arten wechselt von 1–3 bis zu 20–30 in einem Auge. Ihr Gesichtsfeld ist nur nach vorn, oben und seitwärts ausgedehnt (Abb. 22).

Von hinten erhalten die Augen gar kein Licht. Bei manchen Asseln wechseln positive und negative Phototaxis je nach äußeren und inneren Bedingungen; sie laufen ziemlich geradlinig auf eine Lichtquelle zu oder von ihr weg. Bei einseitiger Belichtung wenden sie sich im negativen Zustand vom erhellten Auge weg, im positiven zu dem belichteten Auge hin, bzw. vom verdunkelten Auge weg. Wird der geradlinige Lauf durch gelegentliche spontane Seitwärtsbewegungen unterbrochen, so wird, wenn diese ein bestimmtes Maß über-

¹ MAST, S. O.: Light and the Behavior of Organisms. New York 1911.

² MÜLLER, A.: Über Lichtreaktionen von Landasseln. Z. vergl. Physiol. 3 (1925).

schreiten, das eine Auge entweder erhellt oder verdunkelt und das Tier durch eine Wendereaktion wieder in die orientierte Lage zurückgedreht.

Die Auslösung der Reaktion durch die *Erregungsasymmetrie* bei der tropotaktischen Reaktion zeigen am deutlichsten *Ausschaltungsversuche*. Nach *einseitiger Blendung* herrscht, wenn überhaupt Licht rezipiert wird, dauernd eine Erregungsdifferenz zwischen rechter und linker Seite, da die intakte Seite stets mehr Licht empfängt als die geblendete. Es wird daher dauernd eine Wendereaktion ausgelöst, und das Tier beschreibt *Kreise* (*Manegebewegung*), das negative (Abb. 23a) in der Richtung zum geblendeten, das positive (Abb. 23b) in der Richtung zum sehenden Auge. Die Richtung der Kreisbewegungen ist von der Lichtrichtung unabhängig. Ein *einäugiges, positiv tropotaktisches Tier bewegt sich auf eine Lichtquelle nicht geradlinig zu*, sondern in einem Bogen nach der sehenden Seite an ihr vorbei ins Dunkle (Abb. 24); denn solange Licht ins Auge fällt, wird eine Wendereaktion ausgelöst; sobald das Auge am Licht vorbeigedreht ist, ist die Erregungsdifferenz erloschen (beiderseits = 0) und das Tier läuft in beliebiger Richtung weiter.

In gleiche Entfernung von *zwei gleichstarken Lichtern*, die divergierende Strahlen aussenden, gebracht, entfernen sich negativ tropotaktische Tiere von den Lichtern in einer Bahn, die angenähert senkrecht auf der Verbindungslinie beider Lichter steht (Abb. 25a). Positive Tiere bewegen sich im Zweilichterversuch meist zunächst angenähert in der *Diagonale* der von den beiden Lichtern ausgehenden Strahlen. Wenn sie sich der Verbindungslinie zwischen beiden Lichtern nähern oder sie erreicht oder überschritten haben, biegen sie meist zu einem Licht ab (Abb. 25b). Dieses Verhalten ist natürlich zu erwarten, sobald die Vorwärtsbewegung beide Lichter aus dem Gesichtsfeld rückt. Manche Tiere scheinen sich auch soweit auf den Diagonalen zu bewegen. Meist tritt aber das Abbiegen zu einem Licht schon früher ein. Bei manchen Tieren *endet* die Fortbewegung in der Gegend zwischen den beiden Lichtern: Bei den Krebschen *Corophium longicorne* (Amphipode, Abb. 26) und *Phyllothalestris mysis* (Copepode) sinken die meisten Individuen in der Nähe der Verbindungslinie der beiden Lichter plötzlich unbeweglich zu Boden, um erst nach einer Ruhezeit wieder in Bewegung zu geraten und einem Licht zuzuschwimmen. Das Absinken an jener Stelle beruht auf einer *Unterschiedsreaktion*: Beleuchtung der hinteren Augenteile bewirkt eine Hemmung des Bewegungsapparates (FRAENKEL¹). Diese tritt auch ein, wenn man Tiere, die auf eine Lichtquelle zuschwimmen, plötzlich von hinten beleuchtet. Bei anderen Formen

(L)



Abb. 24. *Armadillidium* (Assel), positiv, links geblindet. L Lampe. (Nach A. MÜLLER, 1925.)

¹ FRAENKEL, G.: Phototropotaxis bei Meerestieren. *Naturwiss.* **14**, 117 (1927).

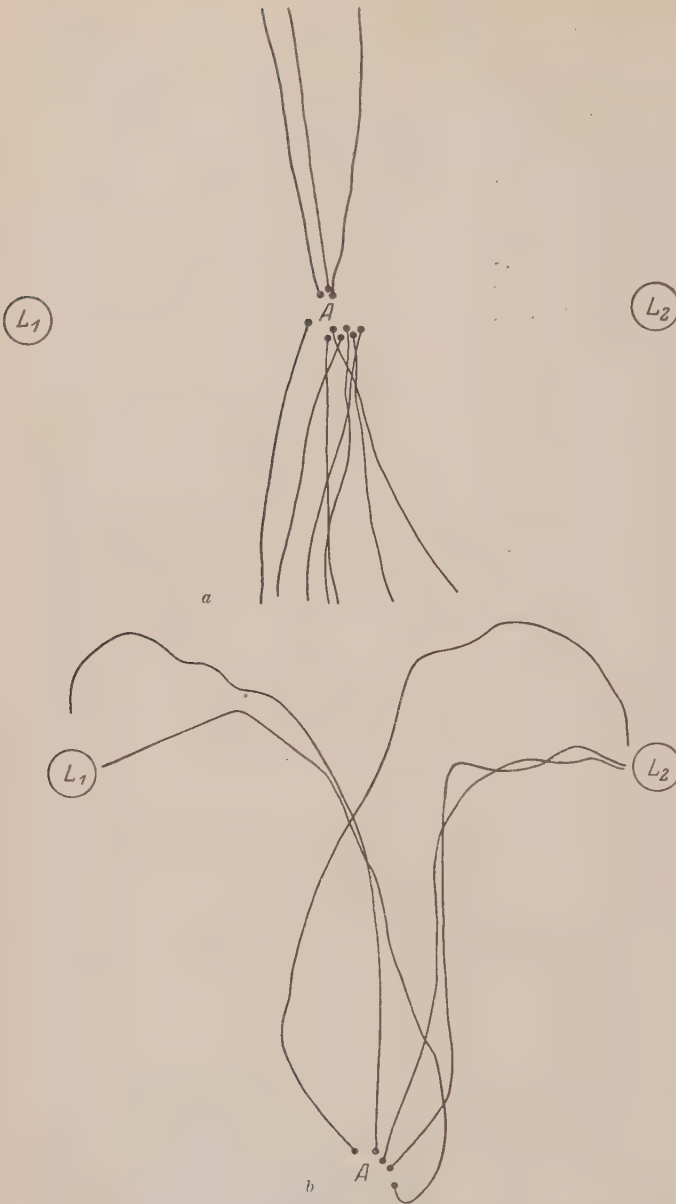


Abb. 25. Armadillidium (Assel) im Zweilichtversuch. *a* in negativem, *b* in positivem Zustand. L_1 , L_2 Lampen. A Ausgangsstelle der Tiere. (Nach A. MÜLLER, 1925.)

diversicolor sind jene Reaktionen auf die beiden Augenpaare in eigentümlicher Weise verteilt: die Vorderaugen lösen Suchbewegungen aus, die Hinteraugen tropotaktische Wendungen (Kreisbewegungen nach der augenlosen Seite, wenn nur ein Hinterauge übrig). Siehe K. HERTER: Versuche über die Phototaxis von Nereis diversicolor. Z. vergl. Physiol. 4 (1926).

² BUDDENBROCK, W. v.: Untersuchungen über den Mechanismus der phototropen Bewegungen. Wiss. Meeresuntersuchn. N. F. Abt. Helgoland, 15. 3–19 (1922). Festschr. f. FR. HEINCKE.

³ Vielfach orientieren sich die Tiere im „Zweilichtversuch“ von vornherein nicht genau, sei es, daß eine physiologische Asymmetrie des Rezeptions- oder Bewegungsapparates

scheinen Versuchsbe-
we-
gungen ausgelöst zu
werden, wenn die hin-
teren Augenteile belich-
tet bzw. die vorderen
beschattet werden. Bei
Pendelbewegungen wird
das Tier leicht der Wir-
kung des einen Lichtes
entzogen und orientiert
sich nach einem allein.
Solche Unterschiedsre-
aktionen, die eintreten,
wenn Tiere in die „ver-
kehrte Symmetrielage“
(also in diesem Fall
Lichteinfall von hinten
bei positiv phototakti-
schen Organismen) ge-
raten, haben mit der
Orientierungsreaktion
sich nichts zu tun. Der
Sinn ihrer Verknüpfung
mit dem Orientierungs-
mechanismus ist aber
verständlich¹. An wel-
cher Stelle der Diagonale
die Wendung zu einem
Licht stattfindet (der
„Entscheidungspunkt“,
v. BUDDENBROCK²), wird
von dem Bau der Augen
und von der Unter-
schiedsempfindlichkeit
der Tiere abhängen. Der
„Entscheidungswinkel“
kann um so größer sein,
je mehr die Augen nach
der Seite und nach hin-
ten blicken³.

¹ In diesen Fällen sind
denselben Augenteilen so-
wohl Wendereaktionen als
auch phobische Reaktionen
zugeordnet. Bei der nega-
tiven Phototaxis von Nereis

Bringt man tropotaktische Tiere in ein Feld, das von zwei sich rechtwinklig kreuzenden, annähernd parallelstrahligen Lichtbündeln beleuchtet wird, so stellen sie sich in die Winkelhalbierende ein, wenn die Intensitäten auf beiden Seiten gleich sind. Bei ungleicher Lichtstärke wird die Fortbewegungsrichtung bei negativen Tieren nach der Seite des schwächeren, bei positiven nach der Seite des stärkeren Lichtes hin gedreht. In vielen Fällen stellen sich die Tiere recht genau in die Resultante eines Kräfteparallelogramms ein, dessen Seiten durch die Richtung der Lichtstrahlen und durch das Verhältnis der wirkenden Lichtintensitäten bestimmt sind. Die Gültigkeit dieses „Resultantengesetzes“ ist mehrfach für negativ und positiv phototaktische Tiere nachgewiesen worden¹ (Polychäten, Limulus, Larven von Lepas, Copepoden, Isopoden, Fliegenlarven u. a.), ist jedoch keineswegs ein Kriterium für die tropotaktische Reaktionsweise.

Den *reflexphysiologischen Mechanismus* der tropotaktischen Wendereaktion versuchte die *Tonus-hypothese*² sehr einfach darzustellen. Bei vielen Tieren (z. B. Insekten, Schnecken) fließt von Lichtsinnesorganen, entsprechend wie von Schweresinnesorganen (statischen Organen), Erregung zu bestimmten Körpermuskeln und bestimmt deren Tonus. Diese *Tonusfunktion der Augen* (RADL, 1903, S. 51; Phototonus LOEB) kommt in der Veränderung zum Ausdruck, welche die Körperhaltung erfährt, wenn man ein Auge oder Augenteile ausschaltet (überklebt,

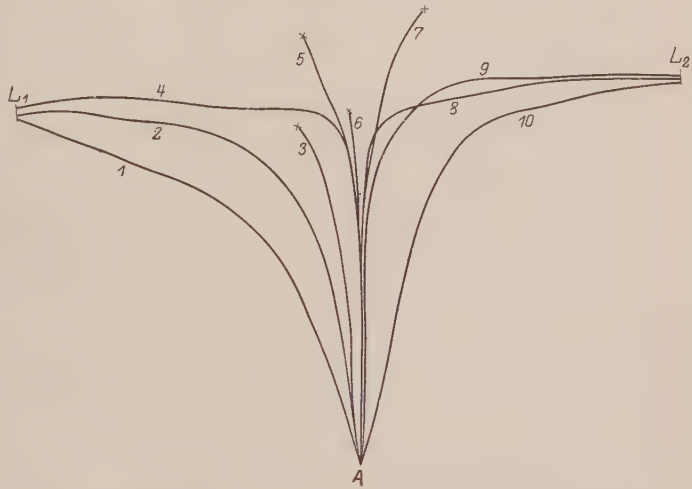


Abb. 26. Zweilichtversuch. 10 Schwimmkurven von *Corophium longicorne* (Amphipode). L_1 , L_2 gleichstarke Lichter, A Startpunkt, x Absinkreaktion. (Nach FRAENKEL, 1927.)

eine Neigung zu einseitig gekrümmter Bahn bedingt, oder daß geringe Unterschiede in der Belichtung der beiden Seiten zunächst nicht rezipiert werden. Dann nähern sich die Tiere einem Licht; und wenn das Intensitätsverhältnis einen gewissen Betrag erreicht, muß ihre Lauf- oder Schwimmbahn in einer parabelähnlichen Kurve zu jenem Licht hinführen, ebenso wie wenn man Tiere zwei verhältnismäßig nahen Lichtern in ungleicher Entfernung gegenüberstellt (vgl. FRAENKEL, 1927, zit. S. 23, Anm. 1).

¹ NORTHROP, H. S. u. J. LOEB: The photochemical Basis of animal Heliotropism. J. gen. Physiol. 5 (1923). — PATTEN, B. M.: A quantitative Determination of the orienting Reaction of the Blowfly Larva. J. of exper. Zool. 17 (1914). — FRAENKEL, G.: 1927. Zitiert auf S. 23, Anm. 1. — Nach G. JUST [Untersuchungen über Ortsbewegungsreaktionen. I. Das Wesen der phototaktischen Reaktionen von *Asterias rubens*. Z. vergl. Physiol. 5 (1927)] trägt auch ein Teil der Lichtreaktionen des *Seesterns* einen, infolge des radiären Baues eigenartigen, tropotaktischen Charakter und folgt dem Resultantengesetz.

² LOEB, J.: Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Pflügers Arch. 66, 439–466 (1897) — Die Tropismen. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. 4, 451–519 (1913). — BOHN, G.: La nouvelle psychologie animale. Paris 1911. Übersetzt: Die neue Tierpsychologie. Leipzig 1912. — GARREY, W. E.: Light and the muscle tonus of insects. The heliotropic mechanism. J. gen. Physiol. 1, 101–125 (1918). — MINNICH, D. E.: The photic reactions of the honey-bee, *Apis mellifera* L. J. of exper. Zool. 29, 343 bis 425 (1919).

zerstört). Bei Imagines und Larven vieler *Insekten* hat einseitige Blendung eine Herabsetzung des Muskeltonus der Gegenseite zur Folge, welche die Muskeln des Kopfes, der Extremitäten und des Abdomens betreffen kann. Der Körper wird nach der Seite des intakten Auges zu geneigt (Abb. 27a). Bei



Abb. 27. Proctacanthus (Raubfliege). Körperhaltung *a* nach Verklebung des rechten Auges, *b* der unteren, *c* der oberen Augenhälften. (Nach GARREY.)

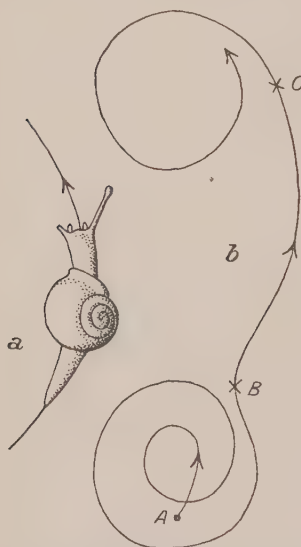


Abb. 28. Bewegung einer des linken Auges beraubten Schnecke (*Helix arbustorum*) bei Oberlicht. Reitbahnbewegung infolge Abnahme des Muskeltonus auf der Gegenseite des fehlenden Auges. *a* Schema der Körperhaltung, *b* Kriechbahn. Von *A* bis *B* starke, von *B* bis *C* schwache Beleuchtung, von *C* ab wieder wie anfangs; Abhängigkeit des Kurvenradius (des Tonus) von der Reizintensität. (Nach v. BUDDENBROCK, 1919.)

Archipterenlarven¹ wird auch der Hinterleib nach der geblendeten Seite zu gebogen. Bei diesen Larven steht die Gesamtmenge des auf einer Seite rezipierten Lichtes mit dem Muskeltonus der Gegenseite als Ganzes in Beziehung, nicht etwa versorgen bestimmte Augenteile bestimmte Muskelgruppen. Teilweise Blendung durch Zerstörung irgendeines Augenstückes hat eine nur dem Grade nach geringere Wirkung. Bei Fliegen hat Verkleben der unteren Augen-

hälften Biegung des Körpers nach oben, Verklebung der oberen Biegung nach unten zur Folge (Abb. 27b, c). Bei Archipterenlarven setzt beiderseitige Blendung den Muskeltonus auf beiden Seiten gleichmäßig herab. Auch bei intakten Larven wird der Muskeltonus durch Verdunkeln herabgesetzt. Bei Fliegen ist der Muskeltonus völlig blinder Tiere und normaler bei Dunkelheit nicht von dem normalen Individuen im Hellen verschieden².

Die Tonushypothese nimmt nun an, daß die Drehbewegungen, die bei ungleichstarker Belichtung der beiden Seiten einsetzen (und ebenso die Manegebewegungen einseitig geblendeter Tiere), auf einer Differenz des Phototonus in der Bewegungsmuskulatur der beiden Seiten beruhen. Diese Erklärung kann nur in einzelnen Fällen zutreffen, in denen die Wendereaktion allein durch einseitige Kontraktion der Längsmuskulatur des Körpers (Würmer, Schnecken, Abb. 28, Myriopoden³) oder Verstärkung der Bewegungsintensität der Gliedmaßen der einen Seite zustande kommt. In sehr vielen Fällen ist die Wendereaktion aber eine kompliziertere Tätigkeit, in welcher *Muskelgruppen beider Körperseiten koordiniert* zusammenwirken. Ein Beispiel hierfür kann die Drehreaktion des *Flußkrebsses* bilden, die auf seitliche Belichtung eintritt und dahin zielt, das Tier *transversalsymmetrisch* (mit dem Rücken gegen das Licht) einzu-

¹ ALVERDES, F.: Beobachtungen an Ephemeriden- und Libellenlarven. Biol. Zbl. **43**, 577–605 (1924) — Wirkung experimenteller Eingriffe, insbesondere der Blendung usw. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **2**, 189–216 (1924).

² MAST, S. O.: The Process of Phototaxis in the Robber-Fly, *Proctacanthus Philadelphicus*. Amer. J. Physiol. **68**, 262–279 (1924).

³ MÜLLER, H.: Untersuchungen zur Biologie der Diplophen. I. Die Lichtreaktionen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **40**, 399–488 (1924).

stellen¹ (Abb. 29a). Die Beine der belichteten Seite werden steif hochgehalten, während die Beine der Gegenseite nach innen und abwärts rhythmische Ruder-schläge ausführen; ferner führen die Augentiele eine Drehung aus. Diese Drehreaktion als Ganzes ist die typische Tätigkeit von *Nervenzentren*, in die auch andere einseitig angreifende Erregungen einströmen. So wird dieselbe Reaktion (Hochstellen der Beine der einen, Rudern der Beine der anderen Seite, Augenschilddrehung) auch durch eine Statocystenerregung bewirkt, wie sie durch Schiefstellung des Körpers hervorgerufen wird, und zwar rudert in diesem Fall die tiefer liegende Seite. Eine durch starke einseitige Beleuchtung ausgelöste Drehreaktion kann durch eine Schieflage von bestimmtem Betrage ausgeglichen werden (Abb. 29b). *Drehreaktionen auslösende Erregungen verschiedener Sinnesorgane können sich also kompensieren.*

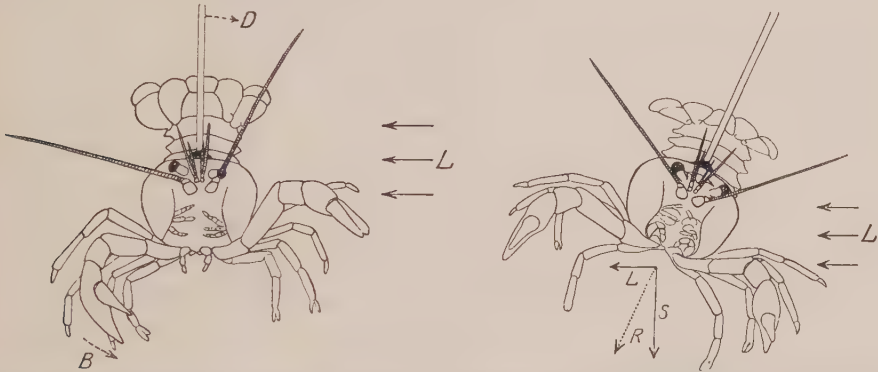


Abb. 29. Flußkrebs, frei im Wasser aufgehängt. *a* von links belichtet, *b* von links belichtet und nach links schief gestellt, Ruhelage in der Resultante beider Reize. *L* Lichtrichtung, *S* Schwererichtung, *R* Resultante.
(Nach KÜHN, 1919.)

Es bleibt nun noch die Frage, in welchem Zustand sich das *orientierte* Tier befindet. Wenn die Augen vom Licht abgewandt sind, erhält es überhaupt keinen Lichtreiz. Das *negativ* orientierte Tier bewegt sich also in einem *Indifferenzfeld*, dessen Ausdehnung durch seinen Körperbau, insbesondere durch das Gesichtsfeld seiner Augen bestimmt ist. Bei *positiver* oder *transversaler* Einstellung fällt aber dauernd Licht in die Augen. Man darf sich aber doch nicht vorstellen, daß in diesem „Erregungsgleichgewicht“ dauernd die vollen Bewegungsimpulse bis zur Muskulatur gelangen, daß also z. B. beim Flußkrebs die Ruhehaltung der Beine jeder Seite durch das Gegeneinanderspiel der Impulse zum Rudern und zum Hochstellen erzeugt wird. In der orientierten Lage bewegen sich die positiven Tiere offenbar ebenso *reaktionslos*, wie die negativen. Die positiv oder transversaltropotaktischen Tiere befinden sich ebenso wie die negativen in einem *Indifferenzzustand*, wenn die Augen beider Seiten gleich stark erregt sind. Mögen auch immer tonische Erregungen bis zur Muskulatur fließen, die tropotaktischen Drehreflexe werden nur ausgelöst, wenn eine Erregungsdifferenz auftritt.

Von einer Lichtquelle oder von zwei gleichstarken Lichtern können die einander entsprechenden Teile der Sehapparate beider Seiten gleichstark belichtet werden. Bei der Resultanteneinstellung zu verschiedenen starken Lichtern (vgl. S. 25) müssen die unter verschiedenen Winkeln auftreffenden Lichtstrahlen verschiedener Intensität einander die Wage halten. Hierbei werden bei ausgebildetem Richtungssehen verschiedene Teile der Augen rechts und links gereizt werden. Der Bau

¹ KÜHN, A.: Reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen. Verh. dtsch. zool. Ges. 1914, 262–277.

des Auges, die Ausdehnung des Gesichtsfeldes und die Empfindlichkeitsverteilung über die Sinnesfläche müssen hier eine (im einzelnen noch unbekannte) Rolle bei der Herstellung des Erregungsgleichgewichtes spielen, das den orientierten Zustand bedingt.

Bei Tieren, die schwimmend oder fliegend ihre Körperlängsachse zu einer Lichtquelle orientieren, müssen auch *Drehreaktionen um eine Querachse* des Körpers ausgelöst werden. Soweit es sich in diesen Fällen nicht um telotaktische Einstellung handelt, müssen hier dorsal und ventral gelegenen Sinnesstellen

antagonistische Drehungen zugeordnet sein und gleichstarke Erregung der betreffenden Sinnesstellen sich im Gleichgewicht halten oder neutralisieren.

Bei einigen *negativ* phototaktischen Tieren sind *verschiedenen Augenteilen verschiedene Wendereaktionen* zugeordnet. Bei gewissen Planarien¹ und Myriopoden² wird Belichtung der von hinten bzw. von der Seite Licht empfangenden Teile eines Auges mit Wendung nach der Gegenseite des Auges, Belichtung der nach vorn blickenden Augenteile mit Wendung zur gleichen Seite beantwortet. Entsprechend reagieren negative Schnecken auf Belichtung der lateralen Netzhauthälfte eines Auges mit Abwendung zur Seite dieses Auges, auf Belichtung der medialen Netzhauthälfte mit Wendung zur Gegenseite³. Das

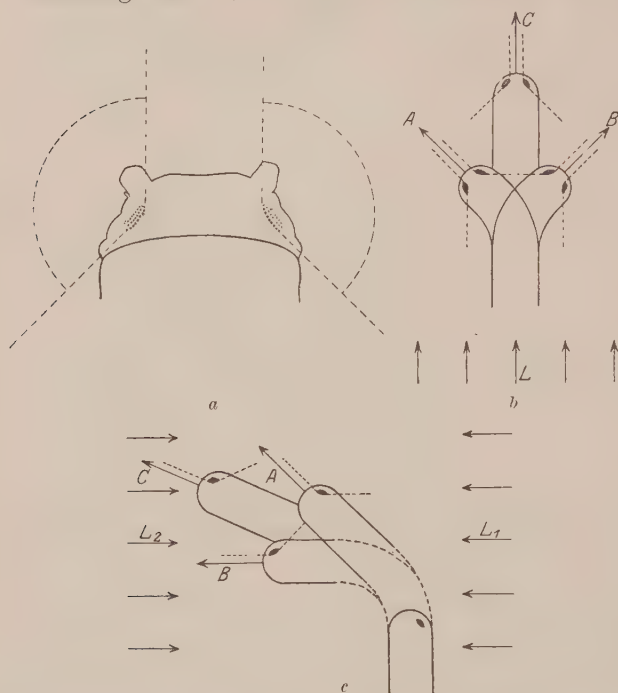


Abb. 30. *Julus fallax* (Diplopode). *a* Oberaufsicht des Kopfes mit eingezeichnetem Gesichtsfeldwinkel; *b* Negative Orientierung eines normalen Tieres zu einer Lichtquelle. *c* Orientierung eines einseitig (links) geblendeten Tieres zwischen 2 Lichtquellen. L , L_1 , L_2 Lichtrichtung. Die Laufrichtungen innerhalb des Winkels zwischen A und B liegen im Indifferenzfeld; C mittlere Laufrichtung, bei welcher in *b* die hinteren Gesichtsfeldgrenzen beider Augen, in *c* die vordere und hintere Gesichtsfeldgrenze des einen sehenden Auges gleich weit von den Grenzen des Indifferenzfeldes entfernt sind. (Nach H. MÜLLER.)

Ergebnis der Reaktion ist hier, wie bei typischen negativen Tropotaxien, die Erreichung eines Indifferenzzustandes, in dem beide Augen nicht mehr vom Licht gereizt werden (Abb. 30b). Das *einseitig geblendete Tier* wird zwischen zwei Lichtern durch die entgegengesetzt wirkenden Wendemechanismen so eingestellt, daß das sehende Auge weder von vorn noch von hinten Licht erhält (Abb. 30c). Mit der antagonistischen Wirkung von Teilen eines Auges ist schon der Reflexapparat gegeben, der bei zahlreichen *positiv* phototaktischen Tieren zur *Fixierreaktion* verwendet wird.

¹ TALIAFERRO, W. H.: Reactions to light in *Planaria maculata*. J. of exper. Zool. **31**, 59–116 (1920).

² MÜLLER, H.: (1924) Zitiert auf S. 26, Anm. 3.

³ BUDDENBROCK, W. v.: Versuch einer Analyse der Lichtreaktionen der Heliciden. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **37**, 313–360 (1919).

b) Telotaxis.

Bei der Telotaxis oder *Zieleinstellung* wird ein Feld, das sich optisch von der Umgebung abhebt, *fixiert*. Voraussetzung hierfür ist das Vorhandensein von *Richtungsäugen*, welche in ihren verschiedenen Teilen aus verschiedenen Richtungen kommende Strahlen unterscheiden können. Dieser Anforderung genügen Becheraugen, Kameraaugen und Komplexaugen. Voraussetzung einer telotaktischen Reaktion ist ferner eine entsprechende *Ausdehnung des Gesichtsfeldes*. Augen, die nur nach der Seite schauen (vgl. S. 33), sind hierfür ungeeignet. Soweit wir wissen, gibt es *nur positive Telotaxis*. Eine rückwärts gelegene Lichtquelle, von der sich das Tier wegbewegt, kann wohl nie fixiert werden; und alle negativen Phototaxien beruhen, wenn sie nicht phobisch sind, auf einem tropotaktischen Reaktionsmechanismus.

Der *Verlauf der telotaktischen Reaktion* spielt sich folgendermaßen ab: Wenn ein Lichtreiz von bestimmter Intensität und Ausdehnung auf die peripheren

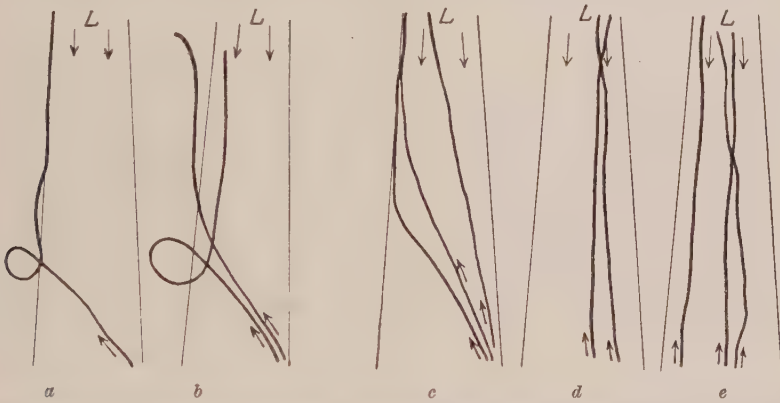


Abb. 31. *Vanessa antiopa*, rechtes Auge verklebt; Wege zum Licht in einem Lichtbündel L. Bei a u. b anfängliche Kreisbewegung über die Seite des sehenden Auges. (Nach DOLLEY, 1916.)

Teile des Auges fällt, werden die Augen, der Kopf oder der ganze Körper so gedreht, daß der Reiz auf eine bestimmte Stelle der Netzhaut, die *Fixierstelle* des Auges, fällt und damit der reflexauslösende Gegenstand in die Fixierlinie gebracht wird. Normalerweise wird *binokular fixiert*. Wenn bei feststehenden Augen das Bild einer Lichtquelle in einem Auge auf die Fixierstelle gebracht ist, ist es auch auf die Fixierstelle des anderen gerückt. Wenn sich an diese Blickeinstellung eine telotaktisch orientierte Fortbewegung anschließt, wird bei Formen, die mit beweglichen Augen oder dem Kopf fixieren, auch der Körper so gedreht, daß seine Längsachse zu den fixierenden Augen symmetrisch steht und damit die ideale Fixierlinie, die Winkelhalbierende zwischen den Fixierlinien der beiden Augen, in die mediansagittale Ebene des Körpers hineinfällt. Schwimmende und fliegende Tiere können ihre Fortbewegungsrichtung in die ideale Fixierlinie einstellen, die am Boden gehenden nähern sich ihr möglichst an. Während der Fortbewegung werden Augen-, Kopf- und Körperichtung reflektorisch durch telotaktische Kompensationsbewegungen fortwährend so reguliert, daß das Ziel dauernd auf den Fixierstellen abgebildet wird. Der Bewegungsablauf bei der telotaktischen Orientierung nach einer Lichtquelle ist äußerlich derselbe wie bei der Tropotaxis, aber die *reflexphysiologische Grundlage* ist wesentlich verschieden. Bei der Telotaxis ist für den orientierten Endzustand nicht eine gleichstarke Erregung beider Augen Bedingung. Der Gegensatz zur

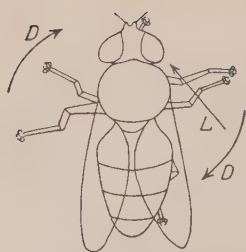


Abb. 32. *Eristalis* (Fliege), Drehreaktion; wenn Licht auf die seitlich-hintere Augenpartie fällt. Koordinierte Tätigkeit der Beine beider Seiten. *L* Lichtrichtung, *D* Drehrichtung. (Nach MAST, 1923.)

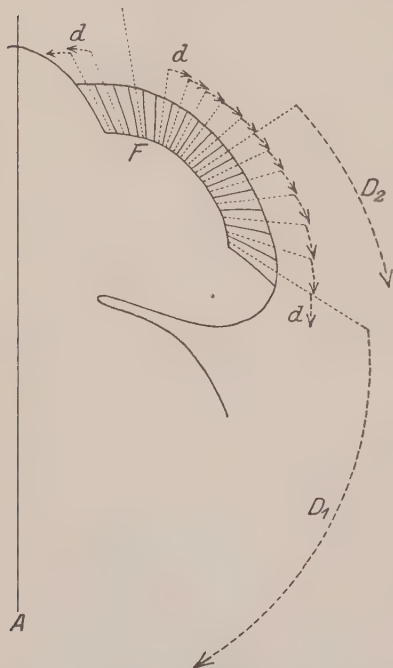


Abb. 33. Schema der telotaktischen Drehreaktionen, welche den verschiedenen Augenteilen zugeordnet sind (Fixierstelle in der Mitte der vorderen Augenpartie). Die Pfeile sollen die Richtung und das Ausmaß der von den einzelnen Ommatidien ausgelösten Körperdrehungen veranschaulichen. *d*: Von jeder Netzhautstelle wird nur eine geringe Drehung ausgelöst, Kettencharakter der Gesamtreaktion. *D*: Von jeder Netzhautstelle wird die volle Drehung, bis der Reiz auf die Fixierstelle fällt, ausgelöst. *D₁* Drehung bei Reizung der Sehzellen am hinteren Augenrand, *D₂* bei Reizung weiter vorn gelegener Sehzellen.

Tropotaxis findet seinen deutlichsten Ausdruck in dem Verhalten *einseitig blinder Tiere*: Fixieren ist mit einem Auge möglich; das telotaktische Tier gelangt *mit einem Auge zum Ziel* (Fliegen, Schmetterlinge, Abb. 31, u. a. Insekten, manche Schnecken, Krebse und viele andere höhere Tiere).

Der *Reflexmechanismus* der Telotaxis ist besonders eingehend bei *Insekten* analysiert¹. Trifft ein Lichtreiz die Retina des einen Facettenauges z. B. einer telotaktischen Fliege in der seitlichen oder hinteren Gegend, so dreht sich das Tier nach der gereizten Seite (Abb. 32). Läßt man nun einen sehr kurzdauernden Reiz auf die Retina wirken, so dreht sich im allgemeinen das Tier nur um einen kleinen Betrag. Fällt das Licht dauernd ein,

so wird das Bild der Lichtquelle auf der Netzhaut schrittweise nach vorn verschoben. Die Erregung jeder folgenden Netzhautstelle löst eine weitere Drehung aus (Abb. 33 *d*). So dreht sich das Insekt so lange, bis das Bild auf die nach vorn gerichteten Facetten fällt. Bei deren Reizung wird keinerlei Drehung ausgelöst. Die telotaktischen Tiere sind in einem *Indifferenzzustand*, wenn die *Lichtquelle sich auf der Fixierstelle abbildet*. Bei der Drehung im Laufen wirken die Beine beider Seiten (Abb. 32), beim Fliegen die Flugmuskeln beider Seiten koordiniert zusammen. Der Lichtreiz kann aus den verschiedensten Richtungen kommen, von oben, unten oder hinten; jeder Netzhautstelle sind fein abgepaßte Drehreflexe zugeordnet, die den Reiz zu der Fixierstelle hinführen. Die telotaktische Orientierung ist also eine *Serie von Reflexen, die ausgelöst und beendet wird durch die Lokalisation des Reizes auf der Sinnesfläche*.

Nach *einseitiger Blendung* können auch bei telotaktischen Tieren Manegebewegungen vorkommen, wenn den Tieren die Möglichkeit zu fixieren genommen ist: In diffusum Licht tritt der Indifferenzzustand nie ein; denn dauernd werden die Augenpartien gereizt, denen Drehreaktionen zugeordnet sind. Wird eine Lichtquelle *einäugig fixiert*, so kann die geradlinige Fortbewegung durch einseitige Tonusverminde-

¹ MAST, S. O.: Photic orientation in insects. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. 8, 240—245 (1923) — Photic orientation in insects with special reference to the Dronefly, *Eristalis tenax* and the Robber-fly, *Erax rufibarbis*. J. of exper. Zool. 38, 109—205 (1923) — The process of Photic orientation etc. (1924). Zitiert auf S. 26. — DOLLEY, W. L. GR.: Reactions to light in *Vanessa antiopa*, with special reference to circus movements. J. of exper. Zool. 20, 357—420 (1916).

rung erschwert sein (Abb. 31a, b). Daß diese Erschwerung aber durch koordinierte Reflexe überwunden wird, zeigt deutlich, daß Phototonus und Drehreflex voneinander unabhängig sind. Eine gewisse Unsicherheit des Fixierens bringt die Ausschaltung eines Auges stets mit sich, wenn die *Fixierstelle am Rande der Netzhaut* liegt und von jedem Auge aus nur einsinnige Drehung zu ihr hinführt; denn bei Gebrauch beider Augen bewirkt die gegensinnige Fixierdrehung, die vom anderen Auge ausgelöst wird, daß das Bild des Gegenstandes auf die Fixierstelle zurückgebracht wird, wenn es bei einer Körperdrehung aus dem Gesichtsfeld des einen Auges verschwindet. Bei dem einäugigen Tier gleitet das Bild aber von der Fixierstelle ab, wenn der Körper sich etwas zu weit nach der sehenden Seite dreht. Ein vollkommenes Fixieren mit einem Auge ist möglich, wenn die *Fixierstelle innerhalb der Fläche der Netzhaut* liegt. Dann sind *gegensinnige Drehreflexe* den vor und hinter bzw. medial und lateral, dorsal und ventral von ihr liegenden Netzhautteilen zugeordnet. Bei Schmetterlingen z. B. erfolgt bei Belichtung der am vorderen Augenrand gelegenen Facetten eine Drehung zur Gegenseite, bei Reizung der hinteren Augenteile eine Drehung zur gleichen Seite, während der mittlere Teil der vorderen Augenhälfte als Fixierregion keine Drehreaktionen liefert (Abb. 33).

Bei *Spinnen* (Salticiden) ist der *Fixierakt auf verschiedene gesonderte Augen verteilt*: Die Rezeption eines Gegenstandes durch

die Hinterseitenaugen veranlaßt das Tier, seinen Körper in diese Richtung zu drehen. Hierdurch wird das Bild auf die Vorderseitenaugen gebracht. Ist das Bild dort aufgetaucht, so wird die Drehung fortgeführt, bis das Bild auf die Stelle des deutlichsten Sehens in dem Vorderseitenauge gelangt und damit binokular gesehen wird; gleichzeitig fällt es auch in das sehr kleine Gesichtsfeld der Hauptaugen, welche das beste Auflösungsvermögen besitzen¹.

Bei dem *höchsten Ausbildungsgrad der Telotaxis* verschwindet der Kettenreflexcharakter der Wendereaktion. Nicht nur die Richtung der von den einzelnen Netzhautstellen ausgelösten Drehungen ist verschieden, sondern auch ihre Stärke. Von jeder außerhalb der Fixierstelle gelegenen Netzhautstelle wird ein Impuls von einem solchen Betrage ausgelöst, daß er, ohne Reizung dazwischenliegender Netzhautstellen, das Auge oder das Tier bis in die telotaktisch orientierte Lage hineindreht (Abb. 33 D). So dreht sich das Männchen des *Leuchtkäfers* *Photinus pyralis* auf einen momentanen Lichtblitz, der von einem Weibchen erzeugt wird, exakt in die Orientierung auf die Stelle zu, von welcher der Lichtblitz ausgegangen war und läuft oder fliegt dorthin².

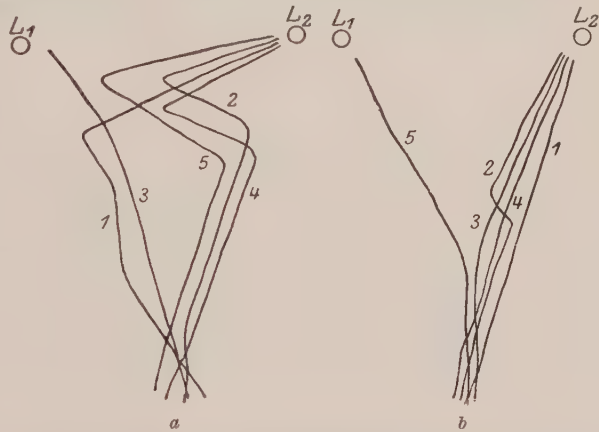


Abb. 34. *Eupagurus bernhardus* (Einsiedlerkrebs), Kriechspuren im Zweilichtversuch. Orientierung auf eines der beiden Lichter (L_1 und L_2). In a 1, 2, 4, 5, und b 2 spontane Richtungsänderung von einem auf das andere Licht. (Nach v. BUDDENBROCK, 1922¹.)

¹ HOMANN, H.: Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. Z. vergl. Physiol. 7 (1928).

² MAST, S. O.: Behavior of fire-flies with special reference to the problem of orientation. J. Anim. Behavior 2, 256—272 (1912).

Man kann manche telotaktische Tiere, z. B. Fliegen, zur *Resultanteneinstellung* veranlassen, wenn man sie im *Dunkelzimmer* an die Kreuzungsstelle zweier Lichtbündel bringt, zumal solange der Winkel, unter dem sich die Strahlen kreuzen, klein ist. Das beruht darauf, daß auch die Fixiereinstellung mit gegen-sinnigen Wendemechanismen symmetrischer Augenteile arbeitet. Je weiter rückwärtsliegende Ommatidien vom Licht getroffen werden, um so geringer braucht die Intensität zu sein, um einen gleichgroßen Drehimpuls auszulösen (vgl. Schema Abb. 33). So kann geringere Belichtung hinterer Augenteile einer Seite der höheren der vorderen Augenteile der andern Seite die Waage halten (MAST¹). Vielfach lassen aber telotaktische Tiere im Zweilichterversuch von vorn-herin ein Licht unbeachtet und *fixieren nur das eine* und laufen geradlinig darauf zu² (Abb. 34). Solche von der Gesamtheit der Lichteinwirkungen unabhängige Zieleinstellung auf bestimmte optisch ausgezeichnete Felder der Umgebung, keineswegs allein Lichtquellen, charakterisiert ja die Verwendung der Fixierreaktion im gesamten Reaktionssystem der höheren Organismen.

e) Menotaxis.

Die menotaktische Orientierung besteht darin, daß ein Tier seine *relative Lage zum Licht während einer gewissen Zeit* beibehält und damit eine bestimmte *Reizverteilung* auf der Netzhaut bewahrt. Dabei ist diese Reizverteilung weder

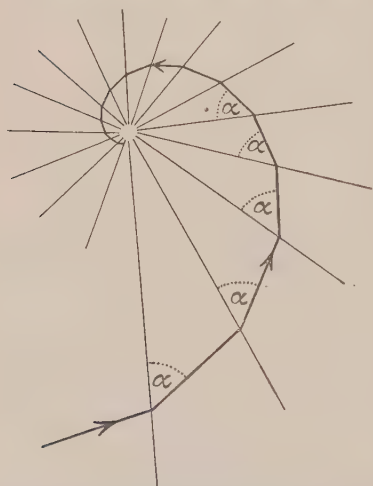


Abb. 35. Schema der Bahn eines Insekts, das die Winkelseinstellung zu einer nahen Lichtquelle beibehält. α = Richtungswinkel.
(Nach v. BUDDENBROCK, 1917.)

eine rechts-linksseitige Reizsymmetrie, noch Abbildung einer Lichtquelle auf einer bestimmten Fixierstelle, sondern an sich ganz beliebig. Tritt eine *Verschiebung* der Lichtfelder auf der Netzhaut ein, so werden reflektorisch kompensatorische Drehungen ausgelöst, welche die Verschiebung rückgängig machen.

Viele Tiere orientieren ihre Fortbewegung menotaktisch nach einer relativ hellen Lichtquelle. Bei dieser „*Lichtkompaßbewegung*“ (SANTSCHI³, v. BUDDENBROCK⁴) werden die Lichtstrahlen stets unter dem gleichen *Richtungswinkel* geschnitten. Bei Orientierung nach den parallelen Sonnenstrahlen ergibt sich so eine geradlinige Fortbewegung. Wenn dagegen die Orientierung nach einem nahen Licht erfolgt, dessen Strahlen radiär verlaufen, führt die Beibehaltung des gleichen Richtungswinkels zu einer krummen Bahn um die Lichtquelle herum. Je nach der Größe des Richtungswinkels (α in Abb. 35), den die Längs-

achse des Tieres mit dem Lichtstrahl bildet, bewegt es sich geradlinig auf das Licht zu ($\alpha = 0^\circ$, Bewegungsrichtung wie bei positiv tropotaktischer oder telotaktischer Orientierung, jedoch mit dem Unterschied, daß sie hier nur eine mög-

¹ MAST, S. O.: Zitiert auf S. 30, Anm. 1.

² BUDDENBROCK, W. v.: Mechanismus der phototropen Bewegungen. Wiss. Meeresuntersuchen, N. F. Abt. Helgoland, **15**, 3–19 (1922). Festschrift für FR. HEINCKE.

³ SANTSCHI: Observations et remarques critiques sur le mécanisme d'orientation chez les Fourmis. Rev. suisse Zool. **19** (1911).

⁴ BUDDENBROCK, W. v.: Die Lichtkompaßbewegungen bei den Insekten. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. **1917**, 3–26.

liche von unendlich vielen ist), in einem Kreis um die Lichtquelle ($\alpha = 90^\circ$), in einer Spirale vom Licht weg ($\alpha =$ stumpfer Winkel) oder in einer Spirale zum Licht hin ($\alpha =$ spitzer Winkel Abb. 35). Vom letztgenannten Charakter ist häufig der Flug von Insekten ins Licht, final betrachtet, eine Instinktverirrung der normalerweise nach sehr fernen Lichtern, Sonne, Mond, Wolken, sich richtenden Tiere¹. Die mögliche Größe des menotaktischen Richtungswinkels ist natürlich durch den Sehwinkel des Tieres beschränkt. Eine menotaktische Einstellung in einem Winkel von 180° („negative Einstellung“) kann nur vorkommen, wenn das Gesichtsfeld nach hinten geschlossen ist, was jedenfalls selten ist.

Bei der Schnecke *Elysia viridis*² haben die Augen mit einem Gesichtsfeldwinkel von ungefähr 90° rein seitliches Gesichtsfeld (Abb. 36 b). Das Tier orientiert sich nur unter Richtungswinkeln von 45° – 130° . In den meisten Fällen stellt sich *Elysia* aber mit einem Orientierungswinkel von ungefähr 90° ein.

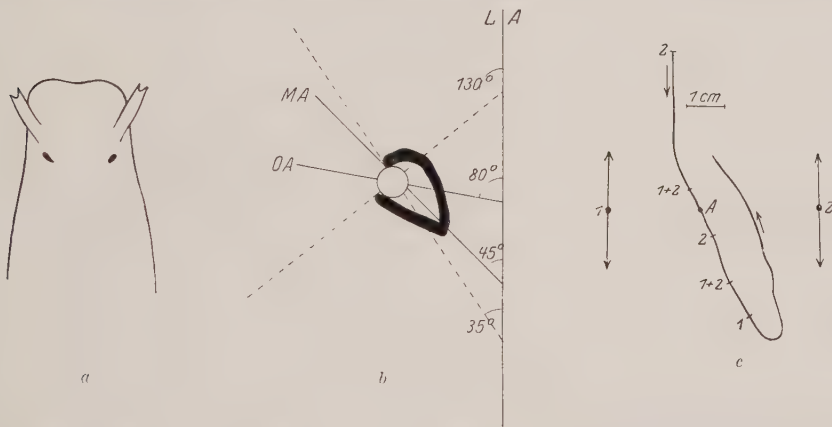


Abb. 36. *Elysia viridis*, a: Lage der Augen am Kopf. b: Frontalschnitt durch das linke Auge. LA Längsachse des Körpers, MA morphologische Achse des Augenbeckers, OA optische (physiologische) Augenachse. Die ungefähren Grenzstrahlen des horizontalen Gesichtsfeldes sind als gestrichelte Linien angegeben. c: Kriechbahn bei abwechselnder Beleuchtung mit 1 oder 2 Lichtern (1 und 2 = gleichhelle Glühlampen, die in den Linien $\longleftrightarrow$ verschoben werden); zuerst kriecht das Tier, während nur 2 brennt, dann werden 1 + 2, dann 2, dann wieder 2, dann nur 1 eingeschaltet; hierauf Umkehrung entsprechend der menotaktischen Orientierung mit dem rechten Auge. Entfernung von A zu Licht 1 = 9 cm, von A zu Licht 2 = 36 cm, also Verhältnis der wirksamen Intensitäten wie 16 : 1, trotzdem Orientierung in A nur nach Licht 2. (Nach FRAENKEL, 1927.)

Es besteht also eine *bevorzugte Stelle der Retina*, auf der die orientierende Lichtquelle abgebildet wird. In diesem Punkte geht das Verhalten von *Elysia* über die reine Menotaxis hinaus und bildet einen *Übergangsfall zur Telotaxis*. Von ihr unterscheidet es sich aber noch scharf dadurch, daß in der Bewegungsrichtung liegende Lichtquellen überhaupt nicht fixiert werden können.

Nicht nur stetige kleine Kompensationsbewegungen bei ganz allmählicher Änderung des Winkels der auftreffenden Lichtstrahlen werden ausgeführt, sondern von manchen rasch beweglichen Tieren werden auch beträchtliche, diskontinuierliche Belichtungsveränderungen mit exakten menotaktischen Wendungen beantwortet. Läßt man ein solches menotaktisches Tier um eine Kerzenflamme eine Bahn beschreiben und stellt plötzlich das Licht auf die andere Seite, so macht das Tier sofort eine Kehrtwendung und stellt sich von neuem so ein,

¹ Doch können im Dunkeln oder im Dämmerlicht Insekten auch telotaktisch (oder auch tropotaktisch?) das Licht suchen: R. DEMOLL: Die bannende Wirkung künstlicher Lichtquellen auf Insekten. Biol. Zbl. **37**, 503–506 (1917). S. auch oben S. 32.

² FRAENKEL, G.: Über Photomenotaxis bei *Elysia viridis*. Z. vergl. Physiol. **6** (1927).

daß das Licht von der Seite kommt wie zuvor (Abb. 36c, Abb. 37). Charakteristisch für die Lichtkompaßbewegung ist im allgemeinen, daß eine besonders helle Stelle des Gesichtsfeldes als Orientierungsmarke gewählt wird. Manche Schnecken (*Helix*) jedoch orientieren ihre Bahn gelegentlich auch nach dunklen Körpern, die ihnen in einer Umgebung von sonst gleichmäßiger Helligkeit geboten werden.

Läßt man, wenn eine *Elysia* nach einem Licht orientiert ist, ein zweites Licht auf der gegenüberliegenden Seite aufflammen, so übt dies keinen richtenden Einfluß auf die Schnecke aus. Dauernd richtet sie sich nach dem ersten Licht, auch wenn das andere um ein Vielfaches heller ist. Sobald man jenes löscht, kehrt die Schnecke um und orientiert sich fernerhin nach dem anderen (Abb. 36c). Bei der menotaktischen Orientierung wird also ein *einmal als Richtpunkt gewähltes Licht beibehalten*, auch wenn andere Lichter auftauchen. Zwischen mehreren Lichtern kann jedoch auch spontan eine Umorientierung stattfinden.

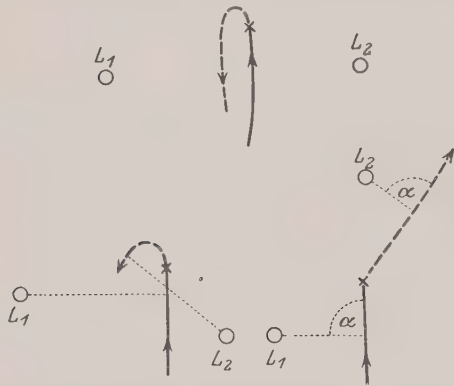


Abb. 37. Lichtkompaßbewegung eines Insekts. Reaktion auf Umstellen des Lichts. In jedem der 3 Versuche wird das Licht von der Stellung L_1 nach L_2 gestellt, $\times$ Stelle der Bahn, an welcher das Licht umgestellt wurde, --- Bahn, die bei der neuen Belichtung durchlaufen wurde, α = Richtungswinkel. (Nach NIEMCZYK, aus v. BUDDENBROCK, 1924.)

Menotaktische Kompensationsbewegungen tragen (mit den Reizwirkungen anderer Sinnesorgane) dazu bei, *Fische in strömendem Wasser* an derselben Stelle zu erhalten¹; sie schwimmen um den Betrag der Strömung entgegen, um den sie aus der bestimmten Einstellung gegen die Objekte des Ufers und Bodens abgetrieben werden. Wenn man an einem ruhig stehenden Aquarium ein künstliches Gesichtsfeld, z. B. einen weißen Papierstreifen mit senkrechten schwarzen Linien, vorbeilaufen läßt, folgen die Fische den vorbeilaufenden Objekten.

Menotaktische Kompensationsbewegungen von *Kopf und Augen allein* erhalten bei relativen Bewegungen des Körpers gegen die Umgebung das *Gesichtsfeld* gleich: Labyrinthlose Wirbel-

tiere zeigen optische *Drehkompensation* mit *Drehnystagmus*, wenn man sie auf der Drehscheibe rotiert, oder wenn an ihnen ein Gesichtsfeld (z. B. Papierstreifen mit senkrechten Linien) vorbeibewegt wird². Auch Insekten zeigen diese Drehreaktion mit Nystagmus³. Die Raubfliege *Laphria* z. B. hält auf der Drehscheibe durch Drehung ihres Halses bis zu einem Winkel von 45° das eingestellte Gesichtsfeld fest, beim Weiterdrehen kehrt der Kopf sprunghaft gegen die Körperlängsachse zurück, dreht sich von neuem der Drehrichtung des Körpers entgegen usw.

¹ LYON, E. P.: On rheotropism. I. u. II. *Amer. J. Physiol.* **12** (1904); **24** (1907). — STEINMANN, P.: Untersuchungen über die Rheotaxis der Fische. *Verh. dtsch. zool. Ges. auf der 24. Jahresvers. zu Freiburg* **1914**, 278, 290. — SCHIEMENZ, F.: Das Verhalten der Fische in Kreisströmungen und in geraden Strömungen, als Beitrag zur Orientierung der Fische in der freien natürlichen Wasserströmung. *Z. vergl. Physiol.* **6** (1927).

² LOEB, J.: Über die Summation heliotropischer und geotropischer Wirkungen bei den auf der Drehscheibe ausgelösten kompensatorischen Kopfbewegungen. *Pflügers Arch.* **116** (1907).

³ RADL: Zitiert auf S. 17 (1903). — UEXKÜLL, v.: Die Libellen. *Z. Biol.* **50** (N. F. **32**) (1905) — Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin 1909. — s. auch C. SCHLEPER: Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktion. *Z. vergl. Physiol.* **6**. (1927).

Bedingungen und finale Bedeutung der Phototaxien.

Viele Phototaxien der behandelten Typen treten nur unter gewissen Bedingungen auf, bei bestimmten inneren, durch ein Entwicklungsstadium oder einen Stoffwechselzustand gegebenen Reaktionsdispositionen, oder bei bestimmten äußeren, gleichzeitig einwirkenden Reizen. Im allgemeinen haben die Phototaxien und die Knüpfung ihres Auftretens an bestimmte Auslösungsbedingungen ausgesprochenen Anpassungscharakter.

Die Larven mancher bodenbewohnenden Meerestiere sind erst positiv und gelangen damit in die oberen Wasserschichten, deren Strömungen sie ausbreiten (Phototaxis als Schwämbewegung); später verlieren sie ihre Phototaxis oder werden sie negativ und dadurch auf den Meeresgrund geführt. Junge Schmetterlingsraupen werden durch positive Phototaxis zu den jungen Blättern an der Spitze der Zweige emporgeleitet. Nach der Nahrungsaufnahme verlieren sie die positive Phototaxis¹ (Phototaxis als Suchbewegung). Vielfach werden positive oder negative Phototaxis (Tropo- oder Telotaxis) durch irgendeinen schädlichen Reiz ausgelöst und entfernen die Tiere aus der Gegend dieses Reizes (Phototaxis als Fluchtbewegung²). Viele Krebse (*Daphnia*, *Mysis*) werden durch Säuren, besonders Kohlensäure, positiv gemacht³ und so durch Lichtwärtschwimmen oberen Wasserschichten zugeführt. Manche Fische und Amphibienlarven werden durch Erschütterungsreize positiviert, andere Fische und Krebse (z. B. Muschelkrebse) negativiert. Häufig dient die Lichtorientierung nach einem der drei Typen dazu, einem Suchgang geradlinigen Verlauf zu geben, der das sicherste Mittel ist, aus einer ungünstigen Umgebung heraus in neue und damit günstigere Lebensbedingungen zu kommen.

Der Reflexmechanismus der Telotaxis wird von dem Organismus auch verwandt, um zu bestimmten Zielen zu gelangen, zu Beutetieren, Futterpflanzen, Aufenthaltsorten. Die Zieleinstellung auslösenden Reize sind vielfach sehr differenziert (Farbe, Gestalt von Sehobjekten) und bei höheren Formen beruht oft ihre anlockende Wirkung auf „Erfahrungen“, die das Tier gemacht hat (z. B. Blumenbesuch von Bienen und entsprechende Dressurversuche). Aber wenn auch dann die Auswahl des Zieles durch Gedächtnisresiduen bestimmt wird, der Verlauf der telotaktischen Orientierungsreaktion selbst ist rein reflektorisch.

Die menotaktische Einstellung ist außer als Mittel zur geradlinigen Fortbewegung dadurch bedeutsam, daß sie durch Gleichhaltung des allgemeinen Gesichtsfeldes besondere Reaktionen auf einzelne Gesichtsfeldteile ermöglicht. Wenn z. B. ein Raubinsekt (Raubfliege, Libelle) auf einem schwankenden Blatt rastet und jede Körperverschiebung durch entgegengesetzte Halsmuskulaturbewegungen ausgleicht, heben sich trotz der Bewegung des eigenen Körpers bewegte Beutetiere von einem ruhenden Hintergrund ab.

Vielfach kann dasselbe Tier, je nach den inneren und äußeren Bedingungen topisch, nach dem einen oder anderen Typus der Lichtorientierung, oder aber auch phobisch reagieren.

¹ LOEB, J.: Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1889.

² FRANZ, V.: Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche und ihre Rolle im Freileben der Tiere. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. **33** (1914).

³ LOEB, J.: Über die Erregung von positivem Heliotropismus durch Säure usw. Pflügers Arch. **115**, 564–581 (1906).

Phototropismus und Phototaxis bei Pflanzen.

Von

ERICH NUERNBERGK

München.

Mit 8 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

WIESNER, J.: Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. Wien 1878, 1880. — PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie 2. Leipzig 1904. — JOST, L.: Pflanzenphysiologie 2. Jena 1923. (Aus BENECKE-JOST: Pflanzenphysiologie.) — PRINGSHEIM, E. G.: Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912. — STOPPEL, R.: Pflanzenphysiologische Studien. Jena 1926.

A. Allgemeine Definition der beiden Begriffe.

Unter Phototropismus oder Phototaxis der Pflanzen verstehen wir allgemein jede pflanzliche Richtungsbewegung, die unter dem Einfluß einseitig gerichteten, sichtbaren Lichtes zustande kommt, und in deren Verlauf die ganze Pflanze oder ein bestimmtes Organ von ihr zu der Richtung des einseitig wirkenden Lichtes eine bestimmte Stellung einnimmt. Im einzelnen bezeichnet man dabei als *Phototropismen* diejenigen *Bewegungen*, die von *ortsfesten Pflanzen* ausgeführt werden können, bei denen daher nicht die ganze Pflanze, sondern nur bestimmte Organe von ihr an der Bewegung teilnehmen können, während als *Phototaxien* die *Ortsveränderungen freibeweglicher Pflanzen* definiert werden. Dementsprechend kommen die Phototaxien hauptsächlich nur bei einzelligen Organismen vor, während die Phototropismen von vielzelligen pflanzlichen Organen ausgeführt werden. Sowohl die Phototropismen als auch die Phototaxien sind typische Reizerscheinungen, denn die von dem reagierenden Organismus bei der Reizperzeption absorbierten Energiemengen reichen keineswegs dazu aus, den für die Reizreaktion notwendigen Energiebedarf zu decken, vielmehr wird durch die mit dem Licht aufgenommene Energie lediglich ein Zustand in dem reagierenden Organismus geschaffen, der entweder einen schon vor der Reizperzeption laufenden Vorgang, z. B. das Wachstum, in bestimmte Bahnen lenkt, oder überhaupt erst einen solchen Vorgang aktiviert, „auslöst“, wie man zu sagen pflegt.

Der Winkel, den die Richtung einer phototropischen oder phototaktischen Bewegung mit der Richtung des einfallenden und reizenden Lichtes bildet, ist von 2 Faktoren abhängig, die die Bewegung maßgebend beeinflussen, 1. von dem physiologischen Zustande des den Reiz aufnehmenden Organes und der durch die physiologischen Verhältnisse bedingten Möglichkeit, die dem Reize entsprechende Bewegung auszuführen, 2. von dem morphologischen und anatomischen Zustande des perzipierenden bzw. reagierenden Organes. Zum Unterschiede von den hier nicht näher zu betrachtenden Nastien ist aber bei den phototropischen und phototaktischen Bewegungen der erste der beiden Faktoren von ausschlaggebender Bedeutung, während der zweite an Einfluß zurücktritt.

Unter den zahlreichen Richtungen, die eine phototropische oder phototaktische Bewegung haben kann, sind 2 von ganz besonderem Interesse, weil sie nicht nur besonders häufig anzutreffen sind, sondern weil bei ihrer Entstehung fast stets nur der erste der eben besprochenen beiden Faktoren, der „physiologische Faktor“, wie er kurz zu bezeichnen wäre, mitgewirkt hat. Es sind das die *positiv phototropischen* oder *phototaktischen* und die *negativ phototropischen* bzw. *phototaktischen Bewegungen*. Im ersten Falle verläuft die Bewegung genau in der Richtung des einfallenden Lichtes, im zweiten Falle aber genau in der entgegengesetzten Richtung. Beide Arten von Bewegungen können bei ein und derselben Pflanze bzw. bei ein und demselben Organ vorkommen, es gibt aber auch zahlreiche Fälle, wo von einem bestimmten Organ oder einer bestimmten Pflanze nur positive, oder auch nur negative Bewegungen ausgeführt werden. Während aber die Analyse der positiven und negativen Phototropismen und Phototaxien noch relativ einfach ist, weil sie nur unter der Einwirkung des physiologischen Faktors zustande kommen¹, liegen in den *plagiotropen Bewegungen* Vorgänge vor, die wesentlich komplizierter sind, weil bei ihnen der zweite der oben erwähnten Faktoren, der „anatomisch-morphologische Faktor“ auch eine wichtige Rolle neben dem physiologischen Faktor spielt. Sie sind daher der experimentellen Analyse viel weniger zugänglich und deshalb bis jetzt nur ungenügend erforscht worden. Rein beschreibend definiert liegt in einer plagiotropen photischen Bewegung ein Phototropismus oder eine Phototaxis vor, bei der die Bewegungsrichtung mit der Richtung des einfallenden Lichtes jeden beliebigen Winkel außer 0° und 180° bildet; besonders häufig kommen aber in der Natur die Fälle vor, bei denen dieser Richtungswinkel etwa 90° beträgt, so z. B. meistens bei den phototropischen Bewegungen der Blätter.

In vielen Fällen haben die plagiophototropischen Bewegungen bereits große Ähnlichkeit mit den Photonastien, zu denen sie gewissermaßen den Übergang bilden.

B. Verbreitung und Vorkommen.

Die eben gegebene Einteilung der Phototropismen und Phototaxien in 3 Hauptgruppen, positive, negative und plagiotrope Bewegungen, bezieht sich auf die Unterschiede, die die eigentlichen photischen Reaktionen untereinander aufweisen. Wir können aber die Bewegungen auch nach der Beschaffenheit der sie vollziehenden Mechanismen in verschiedene Gruppen einteilen und hätten dann zu unterscheiden:

Bei den Phototropismen: 1. Wachstumskrümmungen. 2. Turgorkrümmungen.

Bei den Phototaxien: 1. Schwimmbewegungen. 2. Kriech- und amöboide Bewegungen.

An der Hand dieser zweiten Einteilung wollen wir zunächst die am häufigsten in der Natur zu beobachtenden phototropischen und phototaktischen Erscheinungen besprechen, ehe wir uns näher mit der physiologischen Analyse unserer Bewegungen beschäftigen.

1. Phototropismus.

a) Wachstumsbewegungen bzw. Wachstumskrümmungen.

α) Phototropismus der vorwiegend radial gebauten Organe.

Bei den Bewegungen, die zu dieser Gruppe gehören, und die wir in der Natur besonders häufig und ins Auge fallend antreffen, finden wir im Grunde

¹ Wir sehen bei diesen Erörterungen von der *allgemeinen* physiologischen und morphologisch-anatomischen Konstitution der Pflanze ab, die natürlich stets so beschaffen sein muß, daß überhaupt photische Bewegungen irgendwelcher Art ausgeführt werden können.

genommen, lediglich das normale Wachstum eines pflanzlichen Organes vor, das aber durch den Einfluß einseitig auffallenden Lichtes in einer mehr oder weniger scharf bestimmten Richtung verläuft. Es ergibt sich aus dieser Definition, daß phototropische Wachstumskrümmungen nur von Organen ausgeführt werden können, die überhaupt noch zu einem Wachstum imstande sind¹. Da wir diesen Zustand hauptsächlich bei jugendlichen Pflanzen bzw. Pflanzenteilen antreffen, werden wir bei diesen auch besonders häufig eine phototropische Krümmung beobachten können. Das bekannteste Beispiel dafür geben die Keimstengel der meisten Pflanzen ab, oder auch die orthotropen Blätter der jungen Keimlinge vieler Monokotylen². Man braucht z. B. nur ein paar Senf- oder Kressesamen (*Sinapis*, *Lepidium*) einpflanzen und den Topf an einen Ort

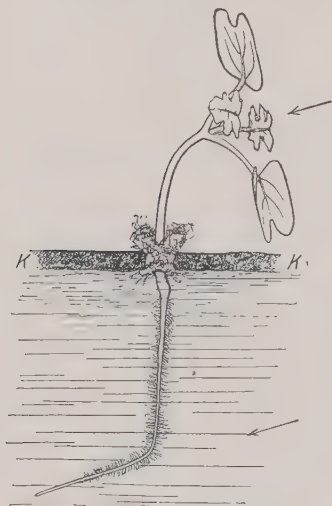


Abb. 38. Keimling des weißen Senfes (*Sinapis alba*) in Wasserkultur, ursprünglich allseitig, dann einseitig beleuchtet. Stengel positiv phototropisch, Wurzel negativ phototropisch gekrümmt, die Blattflächen in plagio-phototropischer Stellung zum einfallenden Licht (durch die Pfeile markiert). KK Korkplatte (Schwimmer). (Nach NOLL, aus „Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen“.)

stellen, wo die jungen Keimpflänzchen nur von einseitig auffallendem Lichte beleuchtet werden können, um sehr schön ausgeprägte phototropische Krümmungen zu erzielen (vgl. Abb. 38).

In allen diesen Fällen werden gewöhnlich nur positive Krümmungen ausgeführt. Befinden sich die Pflanzen bereits in einem Stadium, in dem ein großer Teil ihrer Organe ausgewachsen ist, so können diese in der Regel keine phototropischen Krümmungen mehr vollziehen, dagegen sind dazu die noch wachsenden Internodien der jüngsten Zweige sowie sich entwickelnde Blütenstiele u. dgl. sehr wohl imstande. In gewissen Fällen können freilich auch an und für sich schon völlig ausgewachsene Organe noch einen Phototropismus zeigen, doch beruht dieser stets darauf, daß solche Organe nachträglich auf einen Reiz hin ihr Längenwachstum noch mal aufnehmen können. Derartiges hat A. ENGLER³ bei verholzten Stämmen gezeigt, besonders bekannt ist aber diese Erscheinung bei den phototropischen Krümmungen ausgewachsener Grasknoten und den Knoten der Commelinaceen, weil in diesem Falle der Lichtreiz an und für sich nicht imstande ist, das Wachstum wieder anzuregen, wohl aber es beeinflussen kann, wenn es zuvor durch den in diesem Fall viel stärker

wirkenden Schwerereiz wieder in Gang gebracht worden ist. Es ist überhaupt zu beachten, daß bei älteren Stengelorganen die Reizwirkung der Schwerkraft die des Lichtes wesentlich übersteigt, während bei den ganz jungen Keimlingen gewöhnlich das Umgekehrte der Fall ist.

Auch bei den älteren Organen und den meisten Blütenstengeln, die phototropische Bewegungen ausführen, so z. B. den Tragachsen vieler Kompositenköpfchen, wie bei der Sonnenblume (*Helianthus*), Schwarzwurzel (*Tragopogon*) u. a., die tagsüber mehr oder weniger dem Lauf der Sonne folgen, sind die Phototropismen durchweg positiv. Es gibt aber davon einige Ausnahmen, die deshalb unser Interesse beanspruchen, weil bei ihnen ein anfänglich vorhandener positiver Phototropismus im Laufe der Entwicklung in einen negativen oder einen plagiotropen Phototropismus ungewandelt wird. Bekannt dafür ist das Verhalten

¹ Siehe Bd. VIII/1 dieses Handbuchs. H. SIERP: Die Wachstumsbewegungen bei Pflanzen (1925).

² ROTHERT, W.: Über Heliotropismus. COHN, Beitr. Biol. Pflanz. 7, 1–212 (1896).

³ ENGLER, A.: Tropismen und exc. Dickenwachstum. Zürich 1918.

der vegetativen Efeuspresse (Hedera¹). Anfänglich sind die Keimpflanzen des Efeus positiv phototropisch, werden aber später negativ phototropisch. Hierdurch und mit Unterstützung des negativen Geotropismus wird es den Efeutrieben ermöglicht, auf festen Unterlagen emporzukriechen, an denen sie sich mit den Haftwurzeln festhalten. Ähnlich verhält sich die Keimpflanze des Kürbis (Cucurbita²). Anfänglich ist sie positiv phototropisch und orthotrop gebaut, sobald sie aber eine gewisse Größe erreicht hat, wird sie plötzlich plagiotropisch, indem der nunmehr dorsiventral sich ausbildende Sproß horizontal weiterwächst, wobei er freilich immer noch in die Projektion der Lichtrichtung auf den Boden zu liegen kommt. Äußerlich tritt die Dorsiventralität durch Ausbildung von Wurzeln auf der Sproßunterseite in Erscheinung.

Haben wir eben in den Sprossen der höheren Pflanzen Organe kennen gelernt, die normalerweise positiv phototropisch sind, so liegt bei den Wurzeln der Fall meist umgekehrt, denn diese sind in der Regel negativ phototropisch. Die Erdwurzeln sind allerdings gewöhnlich phototropisch indifferent, nur einige wenige, wie z. B. die Wurzeln des Senfes (Sinapis³), Rapses (Brassica) und anderer Cruciferen zeigen negativen Phototropismus. Bei einigen Erdwurzeln, wie denen der Hyazinthen (Hyacinthus orientalis) und des Knoblauchs (Allium sativum) finden wir sogar positiven Phototropismus. Allein, diese phototropischen Erscheinungen lassen sich in der Natur nur selten beobachten, da ja die Wurzeln infolge ihres positiven Geotropismus nicht aus dem Boden herauswachsen. Dagegen bemerkt man bei zahlreichen Luftwurzeln sehr gut einen negativen Phototropismus, so z. B. bei den Luftwurzeln der Liliacee Chlorophytum comosum⁴, des Efeus, der Vanille (Vanilla planifolia) und anderer Orchideen, den Luftwurzeln vieler Aroideen (z. B. Monstera⁴), sowie den Kletterwurzeln von Ficus stipulata und Begonia scandens.

Daß die Möglichkeit, phototropische Bewegungen auszuführen, nicht mit dem Vorhandensein von Chlorophyll verbunden ist, zeigen neben den eben angeführten Beispielen über das Verhalten zahlreicher Wurzeln die Organe vieler Pilze, hauptsächlich deren Sporangienträger. Besonders bekannt ist z. B. der sehr ausgeprägte Phototropismus des Sporangienträgers von Phycomyces⁵ und von Pilobolus⁶, zweier Mucorineen, ferner sind noch die Hutstiele der Coprinusarten, die Apothecienstiele von Peziza Fuckeliana, die Peritheccien mancher Pyrenomyceen u. a. zu erwähnen⁷.

Steigen wir im Pflanzensystem noch weiter herab, so finden wir schließlich bei den Algen zahlreiche Arten, die ausgeprägte phototropische Bewegungen ausführen. Von den bekannteren Spezies sind da nur Vaucheria, Spirogyra, Chara, Nitella zu erwähnen, eine eingehendere Aufzählung würde hier zu weit führen⁷. Es ist aber bemerkenswert, daß man gerade bei den Algen oft bei ein und derselben Art positive wie negative phototropische Krümmungen beobachten kann, was damit zusammenhängt, daß die Algen in der Regel bei Lichtintensitäten wachsen, die viel geringer als die sind, bei denen die meisten Landpflanzen vegetieren, sie sind daher auch gegen zu hohe Lichtintensitäten wesentlich empfindlicher als die Landpflanzen und reagieren auf solche negativ. Wir werden diese sog. „Umstimmung“ im Abschnitt C genauer zu behandeln haben.

β) Phototropismus der dorsiventral gebauten Organe.

Im Vorhergehenden sind einige der am häufigsten vorkommenden Phototropismen radiär gebauter Organe aufgezählt und beschrieben worden, kennzeichnend für diese war dabei, daß sie überwiegend einen positiven, viel seltener einen negativen Phototropismus aufwiesen, während das plagiotropische

¹ SACHS, J.: Arb. Bot. Inst. Würzburg **2**, 272 (1879).

² ČZAPEK, F.: Flora (Jena) **86**, 425 (1898).

³ BLAAUW, A. H.: Med. v. Landbouwhoogeschool **15**, 89ff. (1918).

⁴ MÜLLER (Thurgau), H.: Flora (Jena) **95** (1876).

⁵ OLTMANN, FR.: Flora (Jena) **83**, 1 (1897). — BLAAUW, A. H.: Rec. Trav. bot. néerl. **5**, 209 (1909).

⁶ NOLL, F.: Flora (Jena) **77**, 32 (1893). — JOLIVETTE, H.: Bot. Gaz. **47**, 89 (1914). — PRINGSHEIM, E. G. u. V. CZURDA: Jb. wiss. Bot. **66**, 863 (1927).

⁷ Literatur bei W. PFEFFER: Pflanzenphysiologie **2**, 575, 576 (1904).

Verhalten so gut wie vollkommen fehlte. Im Gegensatz dazu weisen die große Mehrzahl der dorsiventral gebauten Pflanzenteile typischen Plagiophototropismus auf, so besonders die Laubblätter. Es ergibt sich das leicht daraus, daß bei der phototropischen Krümmung eines dorsiventralen Organes eben der anatomisch-morphologische Faktor eine wichtige Rolle spielt.

Ein Beispiel dafür bietet das oben besprochene Verhalten des Kürbis und des Efeus, wo der Plagiophototropismus gleichzeitig mit der dorsiventralen Ausbildung des Sprosses beginnt. Im Anfange wird bei solchen Erscheinungen die Dorsiventralität nur physiologisch vorhanden sein, später beginnt sie aber auch morphologisch hervorzutreten.

Unter den Organen, die ein plagiophototropisches Verhalten zeigen, sind die bekanntesten Vertreter die *Laubblätter*. Meistens erreichen sie eine bestimmte Stellung zur Haupttrichung des einfallenden Lichtes durch das Wachstum basaler Teile des Blattstieles oder der Lamina. Es gibt aber auch gewisse Fälle, so besonders bei vielen Leguminosenblättern, wo die phototropischen Krümmungen mittels besonderer Gelenke, die sich an den Insertionsstellen der Blattstiele am Zweige befinden, ausgeführt werden. Wir werden diese Art von phototropischen Krümmungen nachher noch kurz besprechen.

Die Art, wie sich der Plagiophototropismus der Blätter auswirkt, ist überaus mannigfaltig und bei den einzelnen Pflanzenspezies sehr verschieden. Die Mehrzahl der Blätter stellt die volle oberseitige Blattspreite dem Lichte entgegen; es sind das meist die normal gebauten bifacialen Blätter. Selten findet man, daß ein Blatt seine morphologische Unterseite dem Lichte zeigt, wie z. B. die Liliacee *Allium ursinum*, die Amaryllidacee *Alstroemeria* oder gewisse Gräser (*Pharus* u. a.¹), wobei aber dann diese Unterseite in der Regel wie die morphologische Oberseite bifacial gebaute Blätter ein Palisadenparenchym ausgebildet hat. Vom physiologischen Standpunkt aus stellt daher diese Blattstellung gegenüber der normalen Blattstellung nichts Besonderes da. Anders ist das bei dem 3. Typus des Plagiophototropismus, wo die Blätter nicht die Blattspreite, sondern ihre Kante dem Lichte zuwenden. Wir finden diese Art Plagiophototropismus z. B. bei den aequifacialgebauten Blättern der sog. Kompaßpflanzen (*Lactuca scariola* u. a.) ausgebildet, die stets so in der Nord-Süd-Richtung orientiert sind, daß ihre Blattspreiten nur von der Morgen- und Abendsonne, nicht aber von der Mittagssonne getroffen werden können². Während bei solchen Blättern eine Einwirkung des Lichtes auf ihre Stellung außer Frage steht, ist ein solcher Einfluß bei den äquifacial gebauten, gleichfalls mit der Kante dem Lichte zugewandten Blättern vieler Akazien- und Myrtaceen-Arten durchaus fraglich, da diese nur senkrecht zu den tragenden Zweigen orientiert sind, aber in ihrer Stellung keine besonderen Beziehungen zur Lichtrichtung aufweisen³.

Die eben beschriebenen Blattstellungen werden durch Wachstum erzielt. Es ist daher klar, daß die phototropischen Bewegungen nur so lange vor sich gehen können, als das Blatt bzw. der Blattstiel noch zu einem Wachstum befähigt ist, und daß daher ältere Blätter in der Regel eine „fixe Lichtlage“ einnehmen. Diese Lage ist so, daß die Blattspreite von dem stärksten, allgemein an seinem Standort herrschenden Licht getroffen wird, das keineswegs mit dem stärksten *direkten* Licht immer identisch zu sein braucht. Ein junges Blatt z. B. vermag bis zu einem gewissen Alter noch der stärksten direkten Lichtrichtung zu folgen, später, mit dem Nachlassen des Wachstums, erlöscht aber diese Fähigkeit, und das Blatt „pendelt“ dann mit immer geringer werdenden Ausschlägen in die fixe Lichtlage hinein. Dabei muß folgendes beachtet werden: Je nach den klimatischen Verhältnissen und den Lokalitäten, an denen sich die Blätter befinden, überwiegt während der gesamten Wachstumsperiode des Blattes entweder das diffuse Licht oder das direkte Sonnenlicht, und je nach diesen Umständen entspricht die endgültig eingenommene fixe Lichtlage entweder dem maximalen diffusen oder dem maximalen direkten Licht, wobei noch hinzukommt, daß ein sehr lichtempfindliches Blatt auf die maximale direkte Lichtintensität negativ phototropisch reagieren kann und daher selbst bei einem vorwiegend mit direktem Lichte ausgestatteten Standort doch die dem maximalen *diffusen* Licht angepaßte Stellung der dem maximalen *direkten* Licht entsprechenden vorzieht. Ein gutes Beispiel dafür gaben die oben schon erwähnten Kompaßpflanzen, die an schattigen Standorten die gewöhnliche Blatorientierung zeigen, an exponierten Plätzen aber die Lamina senkrecht

¹ GOEBEL, K.: Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1924. S. 258ff.

² STAHL, E.: Über sog. Kompaßpflanzen. Jena 1881.

³ GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen, Teil I. Jena 1928. S. 368, 369.

stellen und in die Nord-Süd-Richtung bringen, wo sie zwar die schwächere direkte Morgen- und Abendbeleuchtung voll empfangen können, vor der intensiven direkten Mittagssonne aber geschützt sind.

Die Art und Weise, wie im einzelnen das Blatt seine Lichtorientierung vollzieht, ist bei den verschiedenen Arten mannigfachen Abänderungen unterworfen, da der sich aus dem Gesamtbau des Sproß- und Blattsystems ergebende morphologisch-anatomische Faktor hierbei eine wichtige Rolle spielt. Besonders ist das der Fall bei den sog. *Torsionen*¹, von denen hier nur ein Beispiel erwähnt werden soll. Bei der Trauerweide nämlich werden die stets herabhängenden Blätter durch eine Drehung des Stieles in eine derartige Lage versetzt, daß die Oberseite ihrer Blattlamina stets dem Lichte zugekehrt ist. Im einzelnen ist die Mechanik der Torsionen noch wenig geklärt, da hierbei die Analyse der autonomen Faktoren und der Grad ihres Zusammenwirkens mit dem phototropischen Verhalten große Schwierigkeiten mit sich bringt.

Daß der Plagiophototropismus nicht nur bei den Blättern höherer Pflanzen verbreitet ist, zeigen die Prothallien von Farnen, der Thallus von Marchantia und anderen Laubmoosen, die sich senkrecht zur Richtung des Lichtes stellen. Vielfach wird hierbei, so bei Marchantia, der ursprünglich bilaterale Sproß bzw. die Brutknospe erst durch das Licht dorsiventral; im übrigen aber reagieren die Organe dieser Art genau so wie die Laubblätter mit Krümmungen, ja sogar mit Torsionen² auf das Licht.

b) Turgorkrümmungen.

Bei allen bisher betrachteten phototropischen Krümmungen war für die Mechanik der Krümmung kennzeichnend, daß sie durch eine Beeinflussung bzw. Anregung des Wachstums zustande kam, und wir sahen daher, daß in der Regel nur noch wachstumsfähige Organe phototropische Krümmungen ausführen konnten. Demgegenüber stehen die durch Turgorkrümmungen ausgeführten phototropischen Krümmungen, die alle unter die Rubrik des Plagiophototropismus fallen. Eine Differenzierung der phototropischen Bewegungen nach diesen beiden Arten von Mechanismen, die die Krümmungen im einzelnen vollziehen, rechtfertigt sich aus folgenden Gründen: Die Wachstumskrümmung ist zeitlich sehr begrenzt, erfordert meist keine besonderen Organe und ist in vieler Beziehung nur als eine besondere Beeinflussung der allgemeinen Wachstumserscheinungen, die allerdings nicht einer gewissen Eigenart entbehrt, aufzufassen. Die Turgorkrümmung dagegen ist zeitlich viel weitergehend unabhängig — auch ältere Blätter z. B. können, solange sie noch lebensfähig sind, Turgorkrümmungen vollziehen —, erfordert aber ein bestimmtes Organ zur Ausführung der Bewegung, ein sog. Gelenk, das dafür eine Krümmung in nahezu beliebiger Wiederholung immer wieder ausführen kann. Außerdem ist die Krümmungsgeschwindigkeit bei einer Turgorkrümmung größer als bei einer Wachstumskrümmung, da das Wesen der Turgorkrümmung darin besteht, daß in bestimmten Zellen, den Gelenkzellen, durch Permeabilitätsänderung der Zellmembran bzw. durch Veränderung der osmotischen Verhältnisse in den Zellen, eine Turgorsenkung eintritt, die relativ rasch erfolgen kann, während bei einer Wachstumskrümmung — auch wenn sie wie gewöhnlich nur in einem Zellstreckungsvorgange besteht — doch Vorgänge, wie Wasseraufnahme usw., vor sich gehen, die eine größere Zeitdauer erfordern. Es ist hiermit verbunden, daß die Reaktionszeit, d. h. die Zeit zwischen Reizbeginn und Reaktionsanfang, bei Turgorkrümmungen kleiner als bei Wachstumskrümmungen ist. Wie im einzelnen der Mechanismus der

¹ SCHWENDENER, S. (u. G. KRABBE): Abh. Berl. Akad. Ges. Bot. Mitteilungen 2 (1892). — SIERP, H.: Jb. wiss. Bot. 55, 342 (1915); Naturwiss. (1917).

² Vgl. J. SACHS: Arb. Bot. Inst. Würzburg 2, 226 (1879). — CZAPEK, F.: Jb. wiss. Bot. 32, 175 (1898).

Turgorkrümmung verläuft, soll hier nicht weiter auseinandergesetzt werden, da er bereits anderweitig in diesem Handbuch beschrieben worden ist¹.

Wir gehen nunmehr zu der Beschreibung der charakteristischsten phototropischen Turgorkrümmungen über, die sich ausschließlich bei Blättern vorfinden. Hier sitzen die zur Ausführung der Bewegungen notwendigen Gelenke entweder an der Insertionsstelle des Blattstieles am Sproß oder an der Ansatzstelle des Blattes am Blattstiel. Vornehmlich sind es die Fiederblätter der Leguminosen und Oxalidaceen, die phototropische Bewegungen ausführen, doch kommen auch andere Gattungen in Frage, so z. B. die den Wasserfarnen angehörige Gattung *Marsilia*. Bei allen diesen Blättern ist die Lichtempfindlichkeit sehr groß, und es treten schon bei geringen Veränderungen der Lichtrichtung, in der ein Blatt bestrahlt wird, Bewegungen ein, die das Blatt senkrecht zur neuen Lichtrichtung einstellen. Am bekanntesten ist diese Erscheinung bei der falschen Akazie (*Robinia Pseudacacia*), deren Blätter tagsüber in ständiger Bewegung sind und dem Laufe der Sonne geradezu folgen. Bei einer Reihe Spezies aus den obengenannten Gruppen — nicht bei allen — tritt überdies noch ein sehr bemerkenswerter Vorgang auf, der sog. Tagesschlaf², der sich folgendermaßen auswirkt: Bei mäßigen Lichtintensitäten, z. B. diffusem Licht oder Früh- und Abendsonne, stellt das Blatt die Blattspreiten der einzelnen Fiederblättchen senkrecht zur Lichtrichtung ein. Steigert sich nun aber die Lichtintensität über ein gewisses Maß, so verbleibt der Blattstiel zwar in der Richtung des maximalen Lichteinfalles, die einzelnen Fiederblättchen aber klappen nach oben zusammen, und zwar ist der Winkel zwischen zwei sich gegenüberstehenden Blättchen dem Betrage der auf das gesamte Blatt fallenden Lichtintensität einigermaßen proportional³, so daß die die einzelnen Fiedern treffende Lichtenergie einen bestimmten Betrag nicht überschreitet.

Bei der Robinie wird man den Tagesschlaf fraglos als Tropismus deuten dürfen, ebenso bei der Mimose und gewissen Akazien, in anderen Fällen scheint er aber mehr nastischen Charakter zu haben. In diesem Falle wird die Bewegungsrichtung nur von dem morphologisch-anatomischen Faktor bestimmt, und das intensive Licht löst die Krümmung dabei nur aus, wobei anscheinend zwischen Lichtintensität und Reaktionsgröße keine engeren quantitativen Beziehungen bestehen. Da die nastischen Bewegungen andernorts in diesem Handbuch⁴ näher beschrieben worden sind, erübrigt sich hier eine nochmalige Betrachtung.

2. Phototaxis.

a) Schwimmbewegungen.

Wir verlassen nunmehr die phototropischen Erscheinungen, die ortsfeste Pflanzen oder Pflanzenorgane zeigen, und gehen nunmehr zu den durch das Licht veranlaßten Ortsveränderungen beweglicher Pflanzen über. Wir finden sie vorzugsweise bei einzelligen, im Wasser schwimmenden Pflanzen vor, doch gibt es auch vielzellige bzw. vielkernige pflanzliche Organismen, die zu lokomotorischen Bewegungen befähigt sind.

Bei jenen haben wir es meistens mit Schwimmbewegungen zu tun, die durch bestimmte fadenförmige Organe, die *Geißeln* oder *Cilien* bewerkstelligt werden, bei diesen erfolgt die Ortsveränderung entweder durch eigenartige Kontraktionsbewegungen — sog. Kriechbewegungen — oder durch besondere plasmatische

¹ Bd. VIII/1. KURT STERN: Bewegungen contractiler Organe an Pflanzen. (1925.)

² NUERNBERGK, E.: Beiträge zur Physiologie des Tagesschlafs. Jena 1925. Bot. Abh. H. 8. — MEYLAN, SUZANNE: Le Parahéliotropisme. Mém. soc. Vaud. scienc. nat. 2, Nr 4. Lausanne 1926.

³ OLTMANN, FR.: Flora (Jena) 75, 231—246 (1892). — MEYLAN, S.: Anmerk. 2.

⁴ Bd. XVII. R. STOPPEL: Periodische Tageswechsel bei Pflanzen.

Strömungen und momentane Veränderungen des kolloidalen Zustandes des Plasmas — sog. amöboide Bewegungen —. Wir betrachten zunächst eingehender die Schwimmbewegungen. Solche führen die meisten grünen Algenschwärmsporen¹ und überhaupt die niederen grünen, mit Cilien versehenen einzelligen Algen aus, so hauptsächlich die Flagellaten (z. B. *Euglena*, *Chromulina* und *Trachelomonas*) und die *Volvocales* aus der Klasse der Chlorophyceen (z. B. *Polytoma*, *Carteria*, *Chlamydomonas*, *Pandorina*, *Gonium* und *Volvox*). Von letzteren leben allerdings die *Volvocaceen* (*Pandorina*, *Gonium*, *Volvox*) nicht mehr streng als Einzelindividuen im Wasser, sondern schließen sich zu Kolonien oder sog. Cönobien zusammen, die bei *Volvox* den höchsten Grad der morphologischen Ausbildung erreichen².

Indessen sind keineswegs alle grünen Schwärmsporen phototaktisch, sondern es gibt auch solche (z. B. die Schwärmsporen von *Vaucheria*), die keine phototaktischen Eigenschaften aufweisen¹, aber andererseits kennt man auch farblose Schwärmer und Flagellaten, die eine recht ausgeprägte Phototaxis zeigen. Zu diesen gehören z. B. die Schwärmsporen von *Chytridium vorax*, *Polyphagus Euglenae* und *Rhizophidium pollinis*, niederen Pilzen aus der Gruppe der Phycmyceten, die auf Algen parasitieren, ferner der auf *Chlamydomonas* schmarotzende Flagellat *Bodo spec.*³.

Neben den beweglichen Algen und Schwärmsporen mit Cilien gibt es ferner noch verschiedene Bakterien, vor allem aus der Gruppe der Purpurbakterien (z. B. *Thiospirillum*, *Rhodospirillum* und *Chromatium*), die phototaktische Eigenschaften besitzen⁴.

Wie im einzelnen bei den eben erwähnten Arten und Formen die phototaktischen Bewegungen verlaufen, hängt neben bestimmten physiologischen Eigenschaften sehr von dem morphologischen Aufbau der einzelnen Organismen ab. Sieht man von der allgemeinen Einteilung in positive und negative Phototaxien ab, so kann man im übrigen zweierlei Arten von taktischen Bewegungen unterscheiden: 1. *Phobotaktische Reaktionen*, 2. *Topotaktische Reaktionen*⁵. Bei der ersten Reaktionsgruppe ist die Reaktion völlig durch die Morphologie der Zelle festgelegt, sie wird nur durch den zeitlichen Wechsel der Reizstärke induziert.

Ist der reagierende Organismus physiologisch radiär gebaut, wie z. B. die Purpurbakterien, so spricht man von *euphobotaktischen Reaktionen* und versteht darunter, gleichwie bei den Nastien, einen Bewegungsmodus, bei dem keine Abhängigkeit zwischen Bewegungsrichtung und Reizrichtung oder Reizlage existiert. Im Gegensatz dazu stehen die von morphologisch oder physiologisch dorsiventral gebauten Organismen, z. B. der *Euglena* ausgeführten *pseudotopotaktischen Reaktionen*, die man deshalb in Parallele zu den plagio-phototropischen Krümmungen bringen kann.

Hier stellt sich nämlich der Organismus durch aufeinanderfolgende phobotaktische Reaktionen in die Reizrichtung ein; er ist aber nur deshalb dazu befähigt, weil je nach der Lage der reagierenden Zelle zum Reiz dieser infolge der Asymmetrie des Zellkörpers verschieden stark induzierend auf das Perzeptionsorgan einwirken kann.

Immer ist für die phobotaktischen Reaktionen typisch, daß ein gegebener Reiz auf die Reaktion völlig einheitlich wirkt, d. h. daß er entweder keine

¹ STRASBURGER, E.: Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878.

² OLTMANN, FR.: Morphologie und Biologie der Algen 1, Jena 1922.

³ NOWAKOSKI, L.: Cohns Beitr. Biol. Pflanz. 2, 201 (1877). — STRASBURGER, E.: Wirkung des Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878. ROTHERT, W.: Flora (Jena) 88, 371 (1901). — MÜLLER, FR.: Jb. wiss. Bot. 49, 421 (1911).

⁴ ENGELMANN, TH.: Pflügers Arch. 29, 387 (1882). — BUDER, J.: Jb. wiss. Bot. 56, 529 (1915).

⁵ BUDER, J.: Jb. wiss. Bot. 58, 105 (1919). METZNER, P.: Naturwiss. 11, 365, 395 (1923); Tabulae Biologicae 4 (1927), Artikel Taxien.

Intensitätsunterschiede im Perzeptionsorgan oder keine Reaktionsdifferenzen im Reaktionsorgan erzeugt.

Die 2. Reaktionsgruppe, die topotaktischen Reaktionen sind nun im Gegensatz zu den phototaktischen Reaktionen gerade durch *örtliche Intensitätsunterschiede* im Perzeptionsorgan oder im Reaktionsorgan bei einem bestimmten Reiz gekennzeichnet. Man kann sie daher sehr wohl mit den reinen phototropischen Krümmungen in Vergleich bringen, wo wahrscheinlich auch durch lokale Intensitätsunterschiede im Perzeptionsorgan die Reaktionsrichtung bestimmt wird. Wir werden daher die topotaktischen Reaktionen teils bei mehrzelligen Organismen, etwa den Volvocaceen, vorfinden, wo dann je nach der Zahl der Cilien tragenden Zellen eine größere Anzahl, durch einen gegebenen Reiz verschieden stark gereizter Perzeptionszentren vorhanden ist, teils werden sie aber auch von einzelligen Individuen ausgeführt, die dann aber ein kompliziertes Reaktionsorgan aufweisen müssen, das eine verschiedene Reaktionsweise seiner Einzelteile zuläßt. Den letzten Fall hat METZNER bei der chemotaktischen Reaktion der Farnspermatozoiden nachgewiesen, die poyciliat gebaut sind¹. Hier wirken bereits die einzelnen Cilien als Perzeptionsorgane, die außerdem mehr oder weniger einzeln für sich reagieren können. Auf einen einseitigen Reiz reagiert daher nur die diesem Reize zugewandte Cilienflanke. Allerdings sind die Farnspermatozoiden nicht phototaktisch empfindlich, und es ist fraglich, ob bei phototaktisch reizbaren poyciliaten Organismen die Geißeln überhaupt als Perzeptionsorgane in Frage kommen können. Es ist daher anzunehmen, daß die Topophototaxis nur für mehrzellige Pflanzen in Betracht kommt, und daß die bi- und poyciliaten Einzeller auf einen Lichtreiz hin nur phobo- oder pseudotopotaktische Bewegungen ausführen können.

Im einzelnen kann man die topotaktischen Bewegungen noch in sog. *eutopotaktische* und *pseudophobotaktische* Reaktionen einteilen. Die *eutopotaktische Reaktion* ist dabei die eigentliche Topotaxis auf einen einseitigen Lichtreiz hin, die *pseudophobotaktische* Reaktion ist aber die topotaktische Reaktion für den Sonderfall der allseitigen Lichtreizung. Hieraus ergibt sich, daß alle topotaktisch reagierenden Organismen auch pseudophobotaktische Bewegungen ausführen können.

Die Behandlung des Mechanismus der Geißelbewegungen im allgemeinen erübrigt sich an dieser Stelle, da sie bereits andernorts in diesem Handbuch geschildert worden ist².

b) Kriech- und amöboide Bewegungen.

Es bleibt uns nun noch übrig, uns mit den Kriech- und amöboiden Bewegungen zu befassen. Besprechen wir zunächst die zuerstgenannten. *Kriechbewegungen* sind besonders typisch bei gewissen Cyanophyceen, so Oscillatorien und Nostocarten³, aber auch bei höheren Algen, so den Desmidiaceen, Diatomeen und manchen Fadenalgen (*Spirogyra*) verbreitet⁴. Ferner bewegen sich verschiedene Schwefelbakterien, darunter vor allem *Beggiatoa* nach diesem Bewegungsmodus. Im einzelnen sind aber diese Bewegungen noch wenig nach der reizphysiologischen Seite hin studiert, und es läßt sich schwer angeben, ob bei den einzelnen Formen eine Phobotaxis oder eine Topotaxis vorliegt. Nach den bisher vorliegenden Beobachtungen wird man aber nicht nur bei den Diatomeen und Desmidiaceen, sondern auch bei den Cyanophyceen von rein phobo-

¹ METZNER, P.: Beitr. allg. Bot. **2**, 435 (1923).

² Bd. VIII/1. E. GELLHORN u. F. ALVERDES: Flimmer- und Geißelbewegungen (1925).

³ NIENBURG, W.: Z. Bot. **8**, 151 (1916). — HARDER, R.: Z. Bot. **10**, 177 (1918). — SCHMID, G.: Jb. wiss. Bot. **62**, 328 (1923).

⁴ Literatur bei PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie **2**, 776 (1904).

taktischen Bewegungen sprechen müssen, die nur unter besonderen Umständen pseudotopotaktischen Charakter annehmen¹.

Ebenso wie die Kriechbewegungen, sind auch die *amöboiden Bewegungen* der sog. Schleimpilze (Myxomyceten) reizphysiologisch noch wenig bekannt. Bisher weiß man von ihren Plasmodien nur, daß sie negativ phototaktische Bewegungen zu vollziehen vermögen, wenn sie von Licht getroffen werden². Ihrem Charakter nach wird diese Phototaxis, z. B. bei *Fuligo septica* (Lohblüte), als eine Art primitive Topotaxis anzusehen sein.

Über den Mechanismus der kriechenden und amöboiden Bewegungen sind wir bislang noch nicht sehr gut unterrichtet. Es ist hier nur notwendig, über die Kriechbewegungen einige Worte zu sagen, da die amöboiden Bewegungen bereits andernorts in diesem Handbuch besprochen worden sind³. Bei den *Diatomeen* hängt die Beweglichkeit eng mit dem Vorhandensein der Raphen zusammen, engen, längs verlaufenden Spalten in den Schalen, von teilweise kompliziertem Bau, aus denen feine Protoplasmaströme und oftmals auch Gallertsubstanz treten⁴. Die Reibung dieser Ströme an der Unterlage oder dem umgebenden Wasser dürfte die Fortbewegung ermöglichen. Bei den *Desmidiaceen* (z. B. *Closterium* und *Pleurotaenium*) erfolgt die Fortbewegung durch Ausscheiden von Schleim aus den Endporen der länglichen Zellen, der an der Unterlage festhaftet. Eine solche ist stets für die Bewegung notwendig, ein eigentliches Schwimmen im Wasser findet nicht statt. Wie im einzelnen durch die Schleimabsonderung die mit dem Gleiten und Emporsteigen verbundenen pendelnden und kreisenden Bewegungen des einen Zellendes — das andere wird durch den Schleim an der Unterlage relativ festgehalten — ausgeführt werden, ist nicht bekannt⁵. Bei den *Oscillatorien* schließlich findet die Fortbewegung nach neueren Untersuchungen durch eigenartige longitudinale Kontraktionswellen statt, die den ganzen Faden schnell durchlaufen⁶. Natürlich spielt auch hierbei die umhüllende Schleimmasse für die Lokomotion eine gewisse Rolle.

C. Gesetzmäßigkeiten des Phototropismus und der Phototaxis.

Nachdem wir in dem vorhergehenden Abschnitt die wichtigsten phototropischen und phototaktischen Bewegungen näher kennengelernt haben, ist es nunmehr unsere Aufgabe, diese Bewegungen im einzelnen näher in ihrer Abhängigkeit von den inneren und äußeren Faktoren, in erster Linie vom Licht als Reizanlaß, zu studieren.

1. Einfluß der Lichtqualität auf die Induktion photischer Pflanzenbewegungen.

Wir untersuchen zunächst, durch welche Strahlenbezirke überhaupt photische Bewegungen bei den Pflanzen induziert werden können, ehe wir die weiteren Fragen, in welcher Weise sich der Einfluß der auffallenden Strahlung in der Pflanze selbst auswirkt, zu beantworten versuchen.

Im allgemeinen werden die Phototropismen und Phototaxien nur durch das dem menschlichen Auge gleichfalls zugängliche sichtbare Licht hervorgerufen, doch ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß nicht nur ultrarote (wie bei den Purpurbakterien), sondern auch ultraviolette Strahlung photische Bewegung erzeugen kann. Es liegen aber darüber bisher so gut wie überhaupt keine Untersuchungen vor, ebensowenig wie über die Frage, ob Röntgenstrahlung oder langwellige elektromagnetische Strahlung irgendeine

¹ Anmerk. 3 auf S. 44.

² STAHL, E.: Bot. Ztg. **42**, 145 (1884).

³ Bd. VIII/1. J. SPEK: Die Protoplasmaabewegungen, ihre Haupttypen, ihre experimentelle Beeinflussung und ihre theoretische Erklärung (1925).

⁴ OLTMANN, FR.: Morphologie und Biologie der Algen **1**, 145ff. Jena 1922. — MÜLLER, OTTO: Ber. dtsch. bot. Ges. **26a**, 676 (1908); **27**, 27–43 (1909).

⁵ OLTMANN, FR.: Morphologie und Biologie der Algen **1**, 112. Jena 1922.

⁶ SCHMID, G.: Zitiert auf S. 44. — ULLRICH, H.: Planta, Arch. f. wiss. Bot. **2**, 295 (1926).

photische Bewegung hervorrufen kann. Unter den sichtbaren Strahlen sind es vorzugsweise die kürzerwelligen, die reizend wirken, doch kann wohl behauptet werden, daß der gesamte Wellenbezirk von etwa 4000 bis 8000 Å.E. imstande ist, bei genügender Intensität der Strahlung photische Bewegungen zu induzieren. Im einzelnen ist der Grad der Einwirkung einer gegebenen Wellenlänge bei den einzelnen Pflanzenspezies ziemlich verschieden, und es lassen sich selten die bei einer bestimmten Pflanzenart gefundenen Ergebnisse verallgemeinern. Meist findet man, daß, bei Zufuhr qualitativ verschiedener, wärme-energetisch aber gleicher Strahlung, in bestimmten Wellenbezirken die photischen Erscheinungen besonders intensiv ausfallen. In der Abb. 39 ist z. B. die Empfindlichkeit der etiolierten Keimlinge des Hafers, die der Sporangienträger von *Phycomyces* und die des menschlichen Auges für verschiedene Wellenlängen gleichen Energiegehaltes graphisch dargestellt¹.

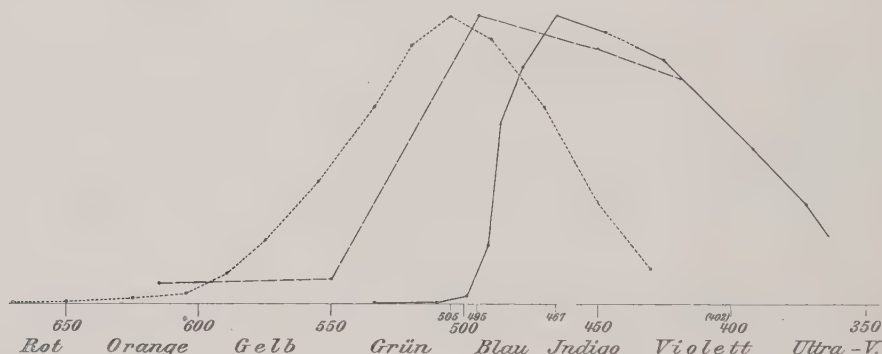


Abb. 39. Graphische Darstellung der spektralen phototropischen Empfindlichkeit von Avenakoleoptilen und *Phycomyces*-Sporangienträgern, verglichen mit der Empfindlichkeit des menschlichen Auges. (Nach BLAAUW.) Abszisse = Wellenlängen in μ . Ordinate = Maß der Empfindlichkeit. — = Empfindlichkeit von Avenakeimlingen. - - - = Empfindlichkeit von *Phycomyces*-Sporangienträgern. . . . = Empfindlichkeit des menschlichen Auges. (Aus PRINGSHEIM: Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.)

Wie ersichtlich ist, liegt für den etiolierten Avenakeimling die maximale Lichtempfindlichkeit bei $\lambda = 4660$ Å.E.; von dort sinkt die Lichtempfindlichkeit nach dem Rot zu außerordentlich rasch und stark, so daß sie z. B. bei 5340 Å.E. nur noch $\frac{1}{2600}$ der Empfindlichkeit bei 4660 Å.E. beträgt, während sie nach dem violetten Spektralbezirk zu anfangs wenig, später aber auch stärker sinkt, so daß z. B. die Empfindlichkeit bei 3900 Å.E. genau halb so groß wie im Maximum ist.

Der Pilz *Phycomyces* hat eine ähnliche Empfindlichkeitskurve, die aber mehr nach dem Rot zu verschoben ist, und der Vergleich mit dem menschlichen Auge schließlich zeigt eine Empfindlichkeitskurve, die ihr Maximum bei 5050 Å.E. hat.

In ähnlicher Weise sind von mehreren Autoren die Empfindlichkeitsmaxima für verschiedene Pflanzen ermittelt worden, worüber die nebenstehende Tabelle Aufschluß gibt.

Die Tabelle zeigt, daß der Wellenbezirk von etwa 4500—5400 Å.E. nach den bisherigen Untersuchungen zur Induktion photischer Bewegungen besonders geeignet ist, jedoch sind auch Fälle bekannt, wo andere Spektralbezirke noch stärker reizend wirken können. Z. B. hat PIEPER² bei *Oscillatorien* festgestellt, daß gerade das blaue Licht weniger intensiv auf ihre phototaktischen Bewegungen einwirkt und in der Regel auch nur negative Reaktionen hervorruft, während bei rotem Licht recht starke positive Bewegungen ausgeführt werden. Besser bekannt und untersucht sind aber die Verhältnisse bei den Purpur-

¹ BLAAUW, A. H.: Rec. Trav. bot. néerl. 5, 209 (1909).

² PIEPER, A.: Phototaxis der Oscillarien. Diss. Berlin.

Empfindlichkeitsmaxima verschiedener Pflanzen für photische Reize.

Wellenlänge in Å.E.	Artbezeichnung	Beobachter ¹
4660	Koleoptile von <i>Avena sativa</i>	BLAAUW, KONINGSBERGER
	Etiiolierte Rapskeimlinge	HESS
4750	„ Kressekeimlinge	HESS
4732—4834	<i>Euglena minima</i> , <i>Gonium</i>	MAST
4834	„ <i>viridis</i> , <i>E. gracilis</i>	MAST
	„ <i>tripteris</i> , <i>E. granulata</i>	MAST
	<i>Phacus triquetrum</i>	MAST
4834—4936	<i>Trachelomonas euchlora</i>	MAST
4940—4950	<i>Volvox</i> , <i>Phycomyces</i> (Sporangienträger)	LAURENS und HOOKER, BLAAUW
5037	<i>Chlamydomonas</i>	MAST
5240—5341	<i>Pandorina</i> , <i>Endorina</i>	MAST

bakterien². Diese sammeln sich phototaktisch, wenn man auf eine Kultur von ihnen ein Spektrum wirft. gerade besonders zahlreich im ultraroten Spektralbezirk an, obwohl auch andere Wellenbezirke, z. B. um 5890 und 5270 Å.E. herum nicht verschmäht werden. In Abb. 40 sind diese Verhältnisse bildlich dargestellt:

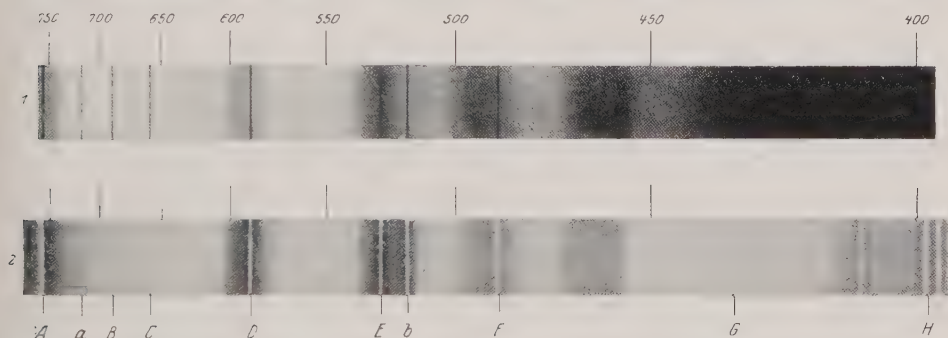


Abb. 40. Vergleich einer Ansammlung von Purpurbakterien im Sonnenspektrum (2) mit dem Absorptionsspektrum lebender Purpurbakterien (Rhodospirillen) (1). (Nach BUDER.)

das obere abgebildete Spektrum ist das des Bakteriumpurpurins lebender Rhodospirillen, des charakteristischen Farbstoffes der Purpurbakterien, das untere ist ein sog. Bakterienspektrum bei gleicher Dispersion, d. h. die verschiedenen dunkeln Schraffierungen deuten die Intensität der Bakterienanhäufung in einem normalen prismatischen Sonnenlichtspektrum an.

Besonders fällt bei der Betrachtung der beiden Spektren auf, daß sich nur dort Bakterienanhäufungen vorfinden, wo auch das Absorptionsspektrum eine Bande aufweist, so daß es nahe liegt, eine Beziehung zwischen diesen beiden Erscheinungen anzunehmen. Höchstwahrscheinlich werden analog zu den Grundgesetzen der Photochemie nur diejenigen Strahlen eine photische Reaktion hervorrufen können, die auch wirklich von dem perzipierenden Organ absorbiert werden, und es besteht sicherlich auch ein gewisser Zusammenhang zwischen der überwiegenden Blauabsorption des nicht grün gefärbten pflanzlichen Zellgewebes³ und der besonders stark photisch reizenden Wirkung der blauen Spektralbezirke, aber es läßt

¹ BLAAUW, A. H.: Zitiert auf S. 46. — KONINGSBERGER, V. J.: Rec. Trav. bot. néerl. **14**, 1 (1922). — HESS, C. v.: Z. Bot. **11**, 481 (1919). — MAST, S. O.: J. of exper. Zool. **22**, 472 (1917). — LAURENS, H. and H. HOOKER: J. of exper. Zool. **30**, 345 (1920). — Genauere Angaben über die spektrale Lichtempfindlichkeit der einzelnen Spezies findet man in: Tabulae Biologicae **4**. Berlin 1927.

² BUDER, J.: Jb. wiss. Bot. **56**, 529 (1915); **58**, 525 (1919).

³ REINKE, J.: Bot. Ztg. **44**, 188, 193 (1886). — SACHS, J.: Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen S. 4—8. Leipzig 1865. — NUERNBERGK, E.: Bot. Abh. H. 12. Jena 1927.

sich vorderhand darüber überhaupt nichts Genaueres aussagen, da bisher noch keine einzige Untersuchung über die näheren Beziehungen zwischen Lichtabsorption und phototropischer oder phototaktischer Sensibilität gemacht worden ist.

2. Die Beziehungen zwischen Quantität der zugeführten Strahlung und Reaktionsgröße. Stimmungserscheinungen.

Schon die Beobachtungen in der Natur, namentlich bei den phototaktischen Bewegungen, lassen deutlich erkennen, daß die photischen Reaktionen nicht nur von der Qualität der zugeführten Strahlung, sondern auch in sehr erheblichem Maße von deren Quantität abhängig sind. Bei vielen phototaktisch reizbaren Organismen, z. B. dem *Volvox*, kann man leicht die Beobachtung machen, daß diese Pflanzen auf *schwaches Licht positiv phototaktisch* reagieren, indem sie dem Lichte zu schwimmen, auf *intensives Licht* aber eine *negative Reaktion* — Wegschwimmen vom Lichte — ausführen. Das eingehendere Studium dieser Erscheinungen ist zwar seit 20 Jahren von sehr vielen Autoren betrieben worden, hat aber bisher trotz der vielen aufgewandten Mühe nur recht wenige positive Ergebnisse gezeitigt, und es ist daher verständlich, daß eine eingehendere Darstellung dieses Abschnittes in vieler Beziehung einen problematischen Charakter haben würde. Wir wollen uns daher darauf beschränken, im folgenden nur diejenigen Tatsachen kennenzulernen, deren einwandfreie Erklärung heutzutage genügend sichergestellt ist.

Da bereits die einfache Naturbeobachtung ergibt, daß junge Keimlinge, die an dunklen oder wenig belichteten Plätzen aufgewachsen sind, viel intensivere phototropische Krümmungen zeigen als solche, die bei stärkeren Lichtintensitäten gekeimt sind, so sind bisher alle quantitativen Untersuchungen mit solchen etiolierten Pflanzen ausgeführt worden. In erster Linie wurde dazu die *Koleoptile des Hafers* benutzt, jenes besonders lichtempfindliche, schwach gelblich gefärbte Organ, das als Scheide das Primärblatt des jungen Keimlings unmittelbar oberhalb des Mesokotyls umhüllt, da sich seine Reaktionen relativ leicht messend verfolgen lassen. Studieren wir bei einer solchen Avenakoleoptile, die sich seit der Keimung des Haferkorns völlig unter Lichtabschluß befunden hat, die Beziehungen zwischen Quantität der zugeführten Strahlung und Reaktionsgröße genauer, so ergibt sich folgendes Bild:

1. Zur Erzielung einer Krümmung ist es nicht notwendig, die Strahlung so lange einwirken zu lassen, bis die Reaktion eintritt, sondern es genügt, je nach der Intensität des einwirkenden Lichtes, oft nur ein sehr geringer Bruchteil dieser Zeit, die als *Reaktionszeit* bezeichnet wird.

2. Bei Zufuhr einer sehr geringen Lichtmenge bleibt eine *sichtbare* phototropische Reaktion überhaupt aus; diese ist vielmehr an die Einwirkung einer gewissen Mindestlichtintensität gebunden.

Man nennt diese Lichtmenge die *Reizschwelle*. Sie ist von den einzelnen Autoren¹ verschieden hoch angegeben worden (zwischen 2,3—20 MKS), was u. a. daran liegt, daß der Begriff „eben sichtbare Reaktion“ nicht präzise zu fassen ist.

Werden Lichtmengen zugeführt, die an und für sich oberhalb der Reizschwelle liegen, so ist die zur Erzielung einer eben sichtbaren Krümmung notwendige Dauer der Lichteinwirkung je nach der Lichtintensität verschieden lang; man nennt diese Zeit die *Präsentationszeit*². Ebenso wie die Reizschwelle

¹ BLAAUW, A. H.: Rec. Trav. bot. néerl. **5**, 209 (1909). — NOACK, KONRAD: Z. Bot. **6**, 1 (1914). — ARISZ, W. H.: Rec. Trav. bot. néerl. **12**, 44 (1915). — v. GUTTENBERG, H.: Beitr. allg. Bot. **2**, 139 (1922).

² BLAAUW, A. H.: Anmerk. 1. — FRÖSCHEL, P.: Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **117** (I), 235 (1908); **118** (I), 1247 (1909).

ist auch die Präsentationszeit ein nicht genau definierter Begriff, weil es von der Empfindlichkeit der Meßmethodik abhängt, welche Reaktion man als „eben sichtbar“ bezeichnen will.

3. Belichtet man mit Lichtmengen die zwischen der Reizschwelle und etwa 250 MKS liegen, so ist die erzielte Krümmung innerhalb gewisser Grenzen der zugeführten *Lichtmenge* proportional¹. Mathematisch ausgedrückt ist $i \cdot t = \text{konst.}$, wobei i der Lichtintensität, t der Dauer der Belichtung und konst. der resultierenden Krümmung von bestimmter, aber gleich großer Stärke entspricht. Diese Gleichung zeigt, daß in bestimmten Fällen nicht die Intensität oder die Dauer der Einwirkung des Lichtes für den Grad der Krümmung bedeutungsvoll ist, sondern lediglich die Lichtmenge. Man nennt diese Beziehung das *Reizmengengesetz* oder auch die *Produktregel*, und es ist einleuchtend, daß, wie wir oben gesehen haben, auf Grund dieser Produktregel die Präsentationszeit je nach der Lichtintensität verschieden lang ausfällt.

4. In den Rahmen des Reizmengengesetzes fällt ferner auch die Gültigkeit des *Talbotschen Gesetzes* für die photischen Bewegungen, d. h. die Beobachtung, daß kurz aufeinander folgende, durch Dunkelheit voneinander getrennte Lichtreize, wie man sie z. B. mit Hilfe eines rotierenden Sektors erzielt, sich summieren und die gleiche Wirkung ergeben, als ob die einzelnen Lichtreize ohne zeitliche Trennung als einheitlicher Reiz aufeinander gefolgt sind².

5. Belichten wir unsere Koleoptile nicht total, sondern nur partiell seitlich, so ergibt sich eine neue Beziehung zwischen Reiz und Reizerfolg, denn die Reaktionsgröße ist dann innerhalb gewisser Grenzen der Fläche des belichteten Organabschnittes proportional³. Jedoch weist diese Beziehung dadurch enge Grenzen auf, weil die Koleoptile nicht in ihrer ganzen Länge eine gleichmäßige Lichtempfindlichkeit besitzt, sondern in diesem Punkte große Unterschiede zeigt, auf die nachher noch zurückzukommen sein wird.

6. Wird eine Koleoptile nicht nur von einer Lichtquelle, sondern von zwei oder mehreren, unter verschiedenen Winkeln in der Horizontalen aufgestellten Strahlungsquellen beleuchtet, so tritt die Krümmung annähernd in der Richtung ein, die sich als geometrische Resultante aus der Lichtintensität als Tensor und der Lichtrichtung als Vektor der einzelnen Lichtquellen ergibt. Man bezeichnet diese Beziehung, die eine vollkommene Analogie zum Parallelogramm der Kräfte der Mechanik darstellt, als *Resultantengesetz*⁴.

7. In dem besonderen Fall, wo eine Koleoptile durch 2 Lichtquellen genau antagonistisch beleuchtet wird, kann man außer dem Resultantengesetz, das natürlich auch hierbei gültig ist, eine weitere Gesetzmäßigkeit beobachten, das sog. *Webersche Gesetz*⁵. Das WEBERSche Gesetz besagt für den Phototropismus, daß bei antagonistischer oder mehrseitiger Beleuchtung mit verschiedenen Lichtmengen eine eben merkbliche Krümmung nach der einen Lichtquelle zu nicht

¹ BLAAUW, A. H.: Zitiert auf S. 48. — ARISZ, W. H.: Zitiert auf S. 48. — VAN DE SANDE-BAKHUYZEN, H. L.: Analyse der fototropische Stemningsverschijnnselen. Diss. Groningen 1920. — LUNDEGÄRDH, H.: Ark. Bot. (schwed.) **18**, Nr 3 (1922). — KONINGSBERGER, V. J.: Rec. Trav. bot. néerl. **20**, 257 (1923). — BURCKHARDT, H.: Z. Bot. **18**, 273 (1926).

² NATHANSON, A. u. E. PRINGSHEIM: Jb. wiss. Bot. **45**, 137 (1908).

³ VON GUTTENBERG, H.: Beitr. allg. Bot. **2**, 139 (1922).

⁴ HAGEM, O.: Bergens Museum Aarbok **3**, 2 (1911). — WIESNER, J.: Ber. dtsch. bot. Ges. **30**, 235 (1912). — BUDER, J.: Jb. wiss. Bot. **58**, 105 (1919). — v. GUTTENBERG, H.: Ann. 3. — PRINGSHEIM, E. G.: Z. Bot. **18**, 209 (1926).

⁵ MASSART, J.: Arch. de Biol. **9**. — NATHANSON, A. u. E. PRINGSHEIM: Ann. 2. — HABERLANDT, G.: Jb. wiss. Bot. **46**, 377 (1909). — BLAAUW, A. H.: Zitiert auf S. 48. — KLIMOWICZ, T.: Bull. de l'acad. sc. Cracovie Sér. B (1913) 465. — LUNDEGÄRDH, H.: Ark. Bot. (schwed.) **18**, Nr 3 (1922). — BREMEKAMP, C. E. B.: Rec. Trav. bot. néerl. **15**, 123 (1918). — VAN DE SANDE-BAKHUYZEN, H. L.: Ann. 1. — PRINGSHEIM, E. G.: Ann. 4.

von den absoluten Differenzen der beiden einwirkenden Lichtmengen, sondern nur von deren *relativem Verhältnis* abhängt. Man bezeichnet dieses, eine eben merkliche Krümmung hervorrufende Verhältnis als *Unterschieds- oder Verhältnisschwelle*. Mathematisch wird das WEBERSche Gesetz folgendermaßen ausgedrückt: Ist y_2 die Reaktion bei der allein einseitig einwirkenden Lichtmenge x_2 , y_1 die Reaktion bei der allein einseitig einwirkenden Lichtmenge x_1 , wobei y_2 von y_1 nur wenig differiert, so ist $y_2 - y_1 = c \frac{x_2 - x_1}{x_1}$. (c ist eine Konstante.) In dieser Gleichung entspricht also $c \frac{x_2 - x_1}{x_1}$ der konstanten Verhältnisschwelle, die die eben sichtbare Reaktion $y_2 - y_1$ erzeugt.

Nach den eben angeführten 7 Beziehungen zwischen Reizgröße und Reizqualität einerseits und Reaktion andererseits dürfte es scheinen, als ob die photischen Erscheinungen in ihrem Verhalten ziemlich einfachen Gesetzmäßigkeiten

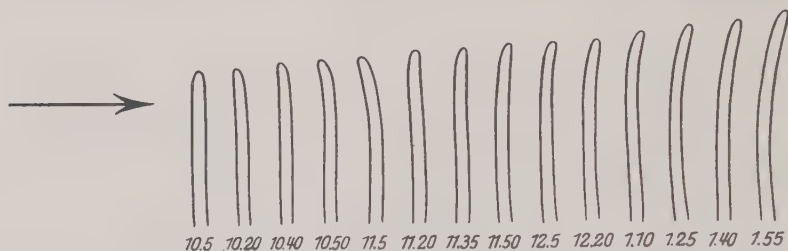


Abb. 41. Negative phototropische Krümmung einer Avenakoleoptile, die einer positiven phototropischen Krümmung folgt. 9 h 50' wurde eine Spitzenzone (< 1 mm) 30" lang mit 340 MK in der Pfeilrichtung beleuchtet. Nach der Beleuchtung auf den Klinostaten. Die Zahlen geben die Zeiten an. Bis 11 h 5' eine positive Krümmung, später eine starke negative. (Nach ARISZ.)

folgten. Dieses ist indessen nicht der Fall, da wir bisher einen äußerst wichtigen Faktor noch nicht besprochen haben, die sog. „*Stimmung*“ der gereizten Pflanze. Mit diesem, der Psychologie entnommenen Ausdruck bezeichnet man folgende Erscheinung: Belichte ich eine bisher völlig im Dunkeln gestandene Avenakoleoptile z. B. mit 100 MK eine Sekunde lang, so entsteht eine sehr intensive *positive phototropische Krümmung*. Belichte ich nun eine gleichartige, noch nicht gereizte Pflanze mit 100 MK 50 Sekunden lang, so entsteht anfangs zwar auch eine positive phototropische Krümmung, diese nimmt aber nach einiger Zeit an Stärke ab, um schließlich nach etwa $1\frac{1}{2}$ Stunden in eine zuerst schwache, dann aber stärker werdende *negative Krümmung* überzugehen (Abb. 41). Belichte ich ferner einen noch ungereizten Keimling mit 100 MK gleich 150 Sekunden lang, so tritt überhaupt keine positive Krümmung mehr ein, sondern es resultiert gleich eine *negative Krümmung* (Abb. 42). Belichte ich schließlich eine ungereizte Koleoptile mit 1000 MK etwa $1\frac{1}{2}$ Minuten lang, so entsteht wiederum nur eine positive Krümmung, die man zum Unterschiede von der obenerwähnten ersten positiven Krümmung die *zweite positive Krümmung* nennt. Bildlich werden diese Verhältnisse durch die beiden Abb. 41 und 42 dargestellt, die einer Arbeit von ARISZ¹ entnommen sind.

Die eben beschriebene Reaktionsweise ergibt also zusammengefaßt folgende Tatsache: Die Avenakoleoptile ist bei der Einwirkung *kleinerer Lichtmengen* *positiv phototropisch*, bei einem *mittelstarken Reiz* *negativ phototropisch*² und bei

¹ ARISZ, W. H.: Rec. Trav. bot. néerl. **12**, 44 (1915).

² Ähnliche Resultate fand OLTMANNS bei Phycomyces-Sporangienträgern. FR. OLTMANNS: Flora (Jena) **83**, 1 (1897).

wesentlich höheren Lichtmengen schließlich wieder *positiv phototropisch*. Indessen ist noch ein weiterer komplizierender Punkt vorhanden, der sich in der Tatsache ausdrückt, daß bei sehr geringen Lichtintensitäten unter 12 MK überhaupt keine negativen Krümmungen auftreten, auch wenn diese längere Zeit hindurch einwirken. Außerdem erfolgt bei mittleren Lichtintensitäten nach CLARK¹ das zweite positive Stadium sofort der negativen Krümmung, während bei hohen Lichtintensitäten zwischen beide Reaktionen ein „Indifferenzstadium“ eingeschaltet ist, während dem sich die Keimlinge überhaupt nicht krümmen.

Erklärung der Stimmungserscheinungen. Die Erklärung dieser „Stimmungserscheinungen“ ist zwar von verschiedenen Autoren auf mannigfache Weise versucht worden², stößt aber auf große Schwierigkeiten, zumal auch die bisher vorliegenden Versuchsergebnisse zur Lösung der Frage durchaus unzureichend sind. Eine allgemein gültige Formulierung des Problems existiert noch nicht, und der im folgenden gebrachte Erklärungsversuch ist daher nur als subjektive Meinung des Verf. dieses Artikels zu werten.

In Übereinstimmung mit BLAAUW³ ist die primäre Wirkung des Lichtes eine photochemische, und zwar muß man sich vorstellen, daß ein *photochemisch labiles Gleichgewicht*

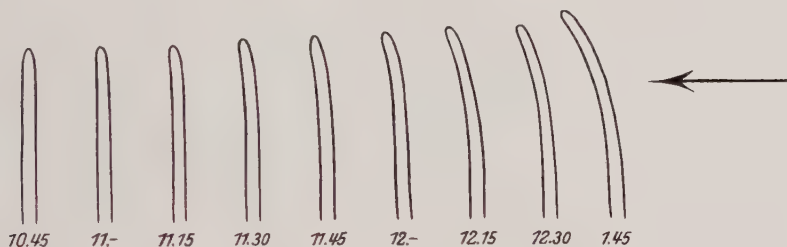


Abb. 42. Rein negative phototropische Krümmung einer Avenakoleoptile. 10 h 15' wurde die Spitzenzone (2 mm) 40'' lang mit 340 MK in der Pfeilrichtung beleuchtet. Nach der Beleuchtung auf den Klinostaten. Die Zahlen geben die Zeiten an. (Nach ARISZ.)

durch *Energieabsorption* verändert wird. Nach den Untersuchungen WENTS, PAÁLS und anderer Autoren⁴ dürfte ein von der Spitze des Avenakoleoptils herabdiffundierender (wachstumsfördernder) Reizstoff durch die Wirkung des Lichtes in seiner Quantität und in seiner Abflußrichtung beeinflusst werden. Die verschiedenartigen Reaktionen, die das gereizte Organ auszuführen vermag, sind dabei alle nur sekundäre Wirkungen dieses Reizstoffes, während die Umstimmungserscheinungen *primär* allein in der Labilität des zur Entstehung der Reizstoffe beitragenden photochemischen Gleichgewichtes begründet sind. Ein solches photochemisches System möge etwa in Anlehnung an die den phototropischen Stimmungserscheinungen sehr ähnlich verlaufenden Vorgänge in der photographischen Platte⁵ durch die Buchstaben *AB* bezeichnet sein, und würde unter dem Einfluß des Lichtes nach der Gleichung $AB + \text{Licht} \rightarrow A + B$ in seine sehr labilen Komponenten *A* und *B* zerfallen. Normalerweise geht dann der Vorgang so vor sich, daß dieser Zerfall bei der Zufuhr einer bestimmten Energiemenge zu beginnen anfängt und zunächst *direkt proportional der zugeführten Lichtmenge* vor sich geht. Dieses Stadium entspricht dem Punkte, wo wir bei der Avenakoleoptile die Erscheinungen der Reizschwelle und der Präsentationszeit vor uns haben, und wo die beobachteten Krümmungen direkt proportional der zugeführten Energie-

¹ CLARK, O. L.: Z. Bot. **5**, 737 (1913).

² BLAAUW, A. H.: Rec. Trav. bot. néerl. **5**, 209 (1909). — ARISZ, W. H.: Zit. auf S. 50. — BREMEKAMP, C. E. B.: Rec. Trav. bot. néerl. **15**, 123 (1918). — VAN DE SANDE-BAKHUYZEN, H. L.: Zitiert auf S. 49. — LUNDEGÅRDH, H.: Ark. Bot. (schwed.) **18**, Nr 3 (1922).

³ BLAAUW, A. H.: Anm. 3; Z. Bot. **7**, 465 (1915). — Siehe auch LUNDEGÅRDH, H.: Planta **2**, 152 (1926).

⁴ PAÁL, A.: Jb. wiss. Bot. **58**, 406 (1919). — WENT, F. W.: Rec. Trav. bot. néerl. **25**, 1 (1928). — Siehe auch CHOLODNY, N.: Biol. Ztrbl. **47**, 604 (1927); Planta **6**, 118 (1928). — BEYER, A.: Z. Bot. **20**, 321 (1928).

⁵ EGGERT, J., u. W. NODDACK: Naturwiss. **15**, 57 (1927); EGGERT, J., u. W. RAHLS: Artikel: „Photographie“ im Handbuch d. Physik, Bd. XIX. Berlin 1928. Dort weitere Literaturangaben.

menge sind. Im weiteren Verlauf der Belichtung nun nimmt die Zerspaltung des Systems AB immer mehr zu und damit die Anhäufung der beiden Komponenten A und B , die andererseits das zunehmende Bestreben haben, sich wieder zu dem Systeme AB zu vereinigen. Infolgedessen hört die direkte Proportionalität zwischen Krümmung und zugeführter Lichtmenge auf, und es tritt an deren Stelle infolge der Gegenwirkung der Reaktionsprodukte eine *logarithmische Proportionalität*, wo also die Krümmung $k = \log i \cdot t$ ist¹. Bei dieser Proportionalität ist demgemäß zur Erzielung einer etwas größeren Krümmung eine erheblich höhere Energiemenge erforderlich. Schließlich wird aber bei fortgesetzt weiterer Zufuhr von Energie die Anhäufung der Komponenten A und B so erheblich, daß wieder eine teilweise Vereinigung von ihnen, vielleicht unter Mitwirkung eines Katalysators, zu dem Systeme AB erfolgt, die Krümmung geht wieder zurück, um schließlich sogar der negativen Krümmung Platz zu machen. Bei noch weiterer Energiezufuhr endlich findet wieder eine Zersetzung des Gleichgewichtes AB statt, und so ist die zweite positive Krümmung bedingt.

Daß diesem eben gegebenen hypothetischen Schema eine gewisse Realität nicht abgesprochen werden kann, zeigen verschiedene Erscheinungen, die auch bei anorganischen photochemischen Reaktionen angetroffen werden².

Besonders ist da die Abhängigkeit der phototropischen Krümmung von der Zeit, in der eine bestimmte Lichtmenge zugeführt wird, zu nennen. Nehmen wir z. B. unter Berücksichtigung unseres Schemas an, daß etwa die labilen Komponenten A und B irgendwie in der Pflanze zu einer phototropisch unwirksamen Substanz Z mit einer gewissen Geschwindigkeit x umgewandelt werden oder durch erhöhte Permeabilität der Zellwände und des Protoplasmas für sie leichter abgeführt werden können, so würde eine Anhäufung von ihnen nur so lange erfolgen, als die Geschwindigkeit der Zersetzung des Systems AB durch das Licht größer als die Geschwindigkeit x bei der Umwandlung von A und B ist. Durch diese Hypothese ergibt sich auch, daß bei niedrigen Lichtintensitäten überhaupt keine negative Krümmung entsteht, weil eben die Anhäufung von A und B nie so groß wird, daß die Reaktion $AB + \text{Licht} \rightarrow A + B$ in umgekehrter Richtung verlaufen kann, die die negative Krümmung bedingt. Ferner ergibt eine solche Annahme ohne weiteres, daß überhaupt die Zeit, in der eine bestimmte Energiemenge zugeführt wird, von großer Wichtigkeit ist, wie auch neuere Untersuchungen gezeigt haben³, so daß man, streng genommen, überhaupt nicht das Reizmengengesetz in der üblichen Form $i \cdot t = \text{konst.}$ definieren kann, sondern vielmehr zu einer anderen Formulierung greifen muß, die etwa, analog zu den photographischen Vorgängen, dem Ausdruck $i \cdot t^q = \text{konst.}$ entspricht, wo q ein Exponent von je nach den Versuchsbedingungen wechselnder Größe ist⁴.

Auch die Erscheinungen, daß vorher belichtete Pflanzen einem gegebenen Lichtreiz gegenüber schwächer empfindlich sind, passen sich durchaus in das oben gebrachte Schema ein, sofern man annimmt, daß das Verhältnis $AB/A + B$ für die phototropische Stimmungsmaßgebend ist. Ist das Verhältnis sehr zugunsten der Einzelkomponenten A und B verschoben, so ist die Empfindlichkeit der Pflanze gering, umgekehrt ist sie größer, wenn das System AB überwiegt. Dabei ist zu beachten, daß im Dunkeln stets eine Regeneration von AB eintritt, wie ja auch die Versuche zeigen, wo bereits belichtete Haferkoleoptilen ihre ursprüngliche Empfindlichkeit gegen Lichtreize nach einigen Stunden Verweilens im Dunkeln wiedergewinnen. Ob diese Regeneration so stattfindet, daß AB neu von der Pflanze gebildet wird, oder ob man sich den Vorgang so vorstellen soll, daß die beiden Komponenten A und B sich selbsttätig langsam wieder zu AB vereinigen, kann nicht entschieden werden und ist auch für die Gültigkeit unserer Hypothese belanglos. Es sei aber darauf hingewiesen, daß sich auch das TALBOTSche Gesetz und das WEBERSche Gesetz zwanglos in den Rahmen unserer Betrachtungen einfügen lassen. Während sich die Gültigkeit des TALBOTSchen Gesetzes ohne weiteres aus der auch bei anorganischen photochemischen Reaktionen beobachteten Tatsache ableiten läßt, daß sich einzelne Energiestöße in ihrer Wirkung summieren können, sofern die vielleicht vorhandene Gegenreaktion eine *sehr kleine* Geschwindigkeit im Vergleich zur Lichtreaktion hat, ergibt sich das WEBERSche Gesetz aus dem Verlaufe der phototropischen Empfindlichkeitskurve, die ihrerseits wieder durch die Änderung des Verhältnisses $AB/A + B$ bedingt ist. Im allgemeinen wird zwar die Gültigkeit des WEBERSchen Gesetzes in der Botanik aus der Unterschiedsempfindlichkeit für zwei antagonistische Reize abgeleitet⁵, aber man

¹ VAN DE SANDE-BAKHUYZEN, H. L.: Analyse der fototropische Stemmingsverschijnnselen. Diss. Groningen 1920. — LUNDEGÅRDH, H.: *Planta* **2**, 152 (1926).

² PLOTNIKOW, J.: *Allgemeine Photochemie*. Berl. u. Lpz. 1920.

³ BURCKHARDT, H.: *Z. Bot.* **18**, 273 (1926). — Siehe auch V. J. KONINGSBERGER: *Rec. Trav. bot. néerl.* **20**, 257 (1923).

⁴ Vgl. dazu H. M. KELLNER: *Z. wiss. Photogr.* **24**, 41 (1926).

⁵ v. GUTTENBERG, H.: *Beitr. allg. Bot.* **2**, 139 (1922). — PRINGSHEIM, E. G.: *Z. Bot.* **18**, 209 (1926).

kann ebensogut von einem einzigen Reiz ausgehen und dann prüfen, um wieviel größer der nächstfolgende Reiz sein muß, um einen hinreichend kleinen Unterschied von bestimmtem Betrage in der Reaktionsgröße zu geben. Die dieser Definition entsprechende Formel

$$y_2 - y_1 = c \frac{x_2 - x_1}{x_1} \quad (y_2 \text{ und } y_1 \text{ sind 2 Reaktionen von geringem Größenunterschied, } c \text{ eine}$$

Konstante, x_2 und x_1 die beiden Reizgrößen, bei denen die Reaktionen y_2 und y_1 auftreten) ist bereits auf S. 50 angeführt worden, sie wird abgeleitet aus der Formel $y = c \cdot \log x$ bzw.

der Differentialgleichung $dy = c \cdot \frac{dx}{x}$ *, die ihrerseits den Verlauf der phototropischen Emp-

findlichkeitskurve angibt. Da nun die Formel $y = c \cdot \log x$ angibt, daß dieser Verlauf logarithmisch sein muß, da aber einerseits eben von uns festgestellt worden ist (S. 52), daß nur ein bestimmter Abschnitt der Empfindlichkeitskurve wirklich logarithmisch verläuft, so können wir andererseits auch den Schluß ziehen, daß das WEBERSche Gesetz nur eine beschränkte Gültigkeit hat, wie in der Tat die Experimente gezeigt haben¹. Es wird also nur für den logarithmisch verlaufenden Teil der phototropischen Empfindlichkeitskurve gelten können, nicht aber für den Teil, wo einfache direkte Proportionalität zwischen Reiz- und Reaktionsgröße besteht, wie bei eben überschwelligen Reizen, denn dort ist die Reaktionsgröße nur von der Differenz der Reizgrößen, nicht aber von ihrem Verhältnis abhängig*, so daß $y_2 - y_1 = x_2 - x_1$ ist.

Mit den eben gegebenen Ausführungen sollte gezeigt werden, daß sich prinzipiell die beim Phototropismus beobachteten Gesetzmäßigkeiten durchaus mit den Gesetzen der anorganischen photochemischen Reaktionen vergleichen lassen, und daß es vollauf berechtigt ist, jene Gesetzmäßigkeiten direkt auf die besondere Eigenart des photochemischen Systems zurückzuführen, das der Pflanze überhaupt die Möglichkeit, auf einen Lichtreiz hin mit einer Reaktion zu antworten, gibt. Im übrigen sind aber natürlich die Vorgänge bei der Pflanze deshalb viel komplizierter, weil sie nicht nur aus der Reizperzeption, sondern auch aus der *Reizleitung* und der *Reizreaktion* bestehen.

3. Die Reizleitung.

Bleiben wir weiterhin noch bei unserer Avenakoleoptile, die ein so vorzügliches Beispiel für den Typus der photischen Erscheinungen bei den Pflanzen ist, so ergibt sich dort das Vorhandensein einer Reizleitung schon aus dem Umstande, daß das einfache Experiment klar zeigt, daß Perzeptionsort und Reaktionsort durchaus deutlich voneinander getrennt sind. Es ist genau nachgewiesen worden², daß die Spitze der bei weitem lichtempfindlichste Teil der ganzen Koleoptile ist, und daß die maximale Krümmung nie von der Spitze, sondern von einem viel basaler liegenden Abschnitt des Organes ausgeführt wird³. Dieser allein reagierende Abschnitt braucht durchaus nicht belichtet zu werden, um eine Krümmung auszuführen, dazu gehört vielmehr lediglich die Belichtung des alleräußersten Teiles der Spitze ($\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{2}$ mm), und von dort wird der Reiz erst zu den reagierenden Koleoptilteilen geleitet. Da im allgemeinen die Reizleitung bei Pflanzen in einem anderen Abschnitt dieses Handbuches näher beschrieben worden ist⁴, so genügt es, wenn hier nur einige wenige Angaben über die Reizleitung beim Phototropismus gegeben werden. Die Hauptprobleme der Reizleitung sind folgende: wie und wo findet die Reiztransmission statt! Über beide Fragen ist man noch keineswegs eindeutig unterrichtet. Tatsache ist nur, daß bei der Reizleitung die Überführung eines hormonartigen Stoffes von noch unbekannter Natur vor sich gehen muß, die in den reagierenden Organpartien eine Änderung des Wachstums verursacht. Dies hat man aus folgenden Versuchen geschlossen: Es wurden von Koleoptilen die Spitzen ab-

* Vgl. G. F. LIPPS: Artikel: Psychophysik (Fundamentale Psychophysik) im Handwörterb. d. Naturw. 7. Jena 1912. — VAN DE SANDE-BAKHUYZEN, H. L.: Zitiert auf S. 52.

¹ v. GUTTENBERG, H.: Zitiert auf S. 52. — PRINGSHEIM, E. G.: Zitiert auf S. 52.

² SIERP, H. u. A. SEYBOLD: Jb. wiss. Bot. 65, 592 (1926). — LANGE, S.: Jb. wiss. Bot. 67, 1 (1927).

³ ROTHERT, W.: Cohn, Beitr. Biol. Pflanz. 7, 1 (1896).

⁴ Bd. IX. Auslösungseinrichtungen. H. FITTING: Reizleitung bei Pflanzen.

geschnitten und eine Zeitlang auf kleine dünne Agar- oder Gelatineplättchen gelegt. Unmittelbar vor dem Abschneiden waren die Koleoptilen mit bestimmten Lichtmengen belichtet worden. Wurden nun nachher diese Agarplättchen nach Entfernung der Spitzen auf andere unbelichtete, dakapitierte Koleoptilen einseitig, d. h. nicht die ganze Schnittfläche bedeckend, aufgesetzt, so führten diese Koleoptilen alsbald eine regelrechte Krümmung aus, die von dem Auflagepunkt der Agarplättchen abgekehrt war und gleichzeitig eine gewisse Proportionalität zu den Lichtmengen aufwies, mit denen ursprünglich die auf den Agar gesetzten Koleoptilspitzen beleuchtet waren¹. Solche und ähnliche Versuche haben nun ergeben, daß offenbar von der Spitze der Koleoptile ständig sog. Wuchs- bzw. Reizstoffe herabströmen, die das Wachstum des Organes innerhalb gewisser Grenzen stark beeinflussen. Wird nun eine Koleoptile einseitig beleuchtet, so wird die Menge bzw. die Abflußrichtung dieser Stoffe aus der Spitze verändert, und infolgedessen tritt eine ungleichförmige Wachstumsänderung an Licht- und Schattenseite ein, die ihrerseits die phototropische Krümmung ergibt.

Da der Wuchs- oder Reizstoff *basipetal* fortschreitet, ist es erklärlich, daß die obersten, eben erst wachstumsfähigen Teile der Koleoptile zuerst mit der Krümmung beginnen, die dann gleichfalls *basipetal* fortgesetzt wird.

Über die eigentliche Natur der die phototropische Krümmung veranlassenden Stoffe gehen die Meinungen der einzelnen Autoren weit auseinander. Nach den Ansichten von STARK und neuerdings auch BEYER² muß man zwischen einem eigentlichen, gewöhnlich das Wachstum beeinflussenden Wuchsstoff, und einem für die tropistischen Krümmungen allein in betracht kommenden Tropohormon unterscheiden, während demgegenüber CHOLODNY und WENT³ die Theorie vertreten, daß es keine Tropohormone gibt, und daß lediglich eine durch die photischen Reize bewirkte ungleichmäßige Verteilung der normalerweise vorhandenen Wuchsstoffmenge eine phototropische Krümmung veranlaßt.

Auch noch ganz ungeklärt ist die Frage, welche Teile der Pflanze eigentlich die Reizleitung durchführen. Anscheinend erfolgt sie jedenfalls im Parenchym und nicht in den Gefäßbündeln, denn ein Durchschneiden dieser hemmt die Reizleitung keineswegs. Außerdem ist in den Gefäßbündeln ein aufsteigender Saftstrom vorhanden, während es für die phototropische Reizleitung in der Koleoptile gerade charakteristisch ist, daß sie *basipetal* viel *rascher* als *akropetal* erfolgt, wie Vergleichsversuche ergeben haben, wo entweder nur die Spitze oder nur die Basis der Keimscheide beleuchtet wurde. Aus einer einfachen Diffusion wird die Reizleitung ferner auch nicht bestehen können, denn sonst müßte man eine allseitige Ausbreitung des Wuchsstoffes erwarten, der die streng lokalisierte Längswanderung widerspricht.

Es dürfte auffallen sein, daß wir die physiologischen Eigentümlichkeiten des photischen Verhaltens der Pflanzen nur an der Hand eines einzigen Objektes, der Koleoptile des Hafers, näher betrachtet haben. Es liegt dies daran, daß einmal dieses Organ bisher bei weitem am eingehendsten untersucht worden ist, und daß sich ferner die ganze Physiologie des Phototropismus und der Phototaxis prinzipiell den bei der Haferkoleoptile beobachteten Erscheinungen und Gesetzmäßigkeiten einordnen läßt. So mannigfaltig auch im einzelnen die photischen Erscheinungen bei den Pflanzen sein mögen, immer liegen ihnen dieselben physiologischen Wesenseigentümlichkeiten zugrunde, die im folgenden noch einmal kurz zu charakterisieren sind.

Die Physiologie irgendeines phototropischen oder phototaktischen pflanzlichen Vorganges gliedert diesen stets in 3 Teile: 1. die *Reizperzeption*, 2. die *Reizleitung*, 3. die *Reizreaktion*. Durch die Eigentümlichkeit des die *Reizperzeption* vermittelnden photochemischen Systems kommen primär sämtliche Gesetzmäßig-

¹ STARK, P.: Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. Erg. d. Biol. 2, 1 (1927). Dort auch weitere Literaturangaben. — WENT, F. W.: Rec. Trav. bot. néerl. 25, 1 (1928).

² STARK, P.: Anm. 1. — BEYER, A.: Z. Bot. 20, 321 (1928).

³ CHOLODNY, N.: Biol Zentralbl. 47, 604 (1927); Planta 6, 118 (1928). — WENT, F. W.: Anm. 1.

keiten und Beziehungen zustande, die zwischen Reizqualität und Reizquantität einerseits und Reaktionsgröße andererseits bestehen. Sekundär können aber diese Beziehungen in gewissem Grade durch die Reizleitung und vor allem den Modus der Reizreaktion modifiziert werden. Relativ einheitlich wird wohl immer die Reizleitung durchgeführt; ob sie nicht auch manchmal fehlen kann, wie vielleicht in den phototaktisch reagierenden Einzellern, bleibt einstweilen eine offene Frage. Dagegen erfolgt die Reizreaktion selber in der mannigfaltigsten Form, wofür die im Abschnitt B dieses Artikels gegebenen Beispiele als kleiner Beleg dienen können. Diese Variabilität der Form der Reizreaktion gibt z. B. die Unterschiede her, die zwischen Phototropismus und Phototaxis, oder zwischen orthotropem und plagiotropem Phototropismus bestehen. Dagegen müssen wir annehmen, daß die Unterschiede zwischen positiven und negativen Phototropismen oder Phototaxien oftmals nicht im Wesen der Reizreaktion a priori liegen, sondern vielmehr durch die Vorgänge bedingt sind, die wir als Stimmungserscheinungen bei der Reizperzeption kennengelernt haben.

D. Theorie des Phototropismus und der Phototaxis.

In den vorhergehenden Ausführungen haben wir bisher einerseits die wichtigsten photischen Erscheinungen, die in der Natur und im Experiment beobachtet werden können, beschrieben, andererseits haben wir versucht, ein Bild von den Gesetzmäßigkeiten und Beziehungen zu geben, die offensichtlich zwischen Reizqualität bzw. Reizquantität und der Reaktion bestehen. Wir nahmen dabei den Standpunkt ein, daß sich prinzipiell diese wechselseitigen Beziehungen durch das spezifische Verhalten des den Lichtreiz perzipierenden photochemischen Systems erklären lassen, und daß die Besonderheiten der eigentlichen photischen Reaktionen nur sekundär durch die jeweilig vorhandenen mechanischen Mittel zu ihrer Ausführung, die freilich je nach der Anatomie und Morphologie der betreffenden Pflanze oder des betreffenden Pflanzenorganes recht verschieden sein können, gegeben werden. Es ist aber dabei eine Kardinalfrage überhaupt noch nicht besprochen worden, die gerade im Hinblick auf die photischen Erscheinungen bei den Tieren von besonderem Interesse ist, nämlich die Frage, *wie denn die Pflanze überhaupt dazu kommt, ihren Körper oder einen Teil davon gerade in ein bestimmtes räumliches Verhältnis zur Richtung der auffallenden Strahlung zu bringen*. Mit anderen Worten, wir haben nun zu erörtern, auf welche Weise die *Richtung* einer photischen Bewegung zustande kommt. Die Beantwortung unseres Punktes, mit der sich bereits sehr viele Autoren beschäftigt haben, ist deshalb bei der Pflanze besonders schwierig, weil wir hier fast ausnahmslos keine Organe kennen, die sich irgendwie mit den den meisten Tieren eigentümlichen Augen vergleichen lassen. Wohl nimmt man an, daß bei vielen phototaktischen Organismen der dort vorhandene *Augenfleck* eine bestimmte Bedeutung bei der Perzeption eines Lichtreizes haben müsse¹, wohl glauben HABERLANDT und seine Schüler², in den kegelförmigen *Papillen der Epidermiszellen* bei manchen Blättern ein Organ vor sich zu sehen, das die photische Raumorientierung dieser Blätter maßgebend beeinflusst, wohl haben schließlich SIERP und SEYBOLD und LANGE³ bei der Haferkoleoptile gezeigt, daß die äußerste

¹ HABERLANDT, G.: *Physiol. Pflanzenanatomie*, VI. Aufl., 587. Leipzig 1926. — ENGELMANN, TH. W.: *Pflügers Arch.* **29**, 387 (1882). — BUDER, JOH.: *Jb. wiss. Bot.* **58**, 210 (1919).

² HABERLANDT, G.: *Lichtsinnesorane der Laubblätter*. Leipzig 1905; *Physiol. Pflanzenanatomie*, VI. Aufl., 575. Leipzig 1926. Dasselbst weitere Literaturangaben.

³ SIERP, H. u. A. SEYBOLD: *Jb. wiss. Bot.* **65**, 592 (1926). — LANGE, S.: *Jb. wiss. Bot.* **67**, 1 (1927).

Spitze dieses Organes fast allein die Reizperzeption vollzieht und damit die Richtung der auszuführenden Krümmung angibt, aber trotzdem ist damit eine allgemein gültige Klärung des Sachverhaltes noch keineswegs irgendwie gegeben, da alle diese Organe nicht nur einen meist wesentlich anderen Bau als das typische tierische Auge besitzen, sondern in vielen Fällen überhaupt nicht vorhanden sind, wo man doch sehr wohl photische Bewegungen beobachten kann.

Faßt man die wesentlichen Unterschiede zwischen tierischer und pflanzlicher Richtungsperzeption eines einseitigen Lichtreizes kurz zusammen, so darf man vielleicht sagen: In dem höher entwickelten tierischen Auge wird die Richtung eines Lichtreizes durch zwei Bezugspunkte, die nicht perzipierende Linse und die allein perzipierende lichtempfindliche Schicht, die Retina, bzw. die macula lutea auf ihr, genau definiert, bei der Pflanze aber fehlen im allgemeinen derartige genauer beschreibbare Bezugspunkte. Ein einseitiger Lichtreiz wirkt offenbar bei ihr derart ein, daß einmal ein bestimmter Teil der Körperoberfläche stärker als der übrige Teil erleuchtet wird, und daß zweitens das Licht in einer bestimmten, durch die optischen Bedingungen im Organinnern gegebenen Richtung¹ den Körper durchsetzt und dabei durch Absorption abgeschwächt wird. Stellen wir uns auf den Standpunkt der photochemischen Reizperzeption, so kommt für die Pflanze bei der „Empfindung“ der Lichtrichtung der Grad der Bestrahlung der Körperoberfläche primär gar nicht in Betracht, sondern nur *die im Innern von ihr vorhandene Lichtrichtung und die sekundär davon abhängige Lichtabsorption*. Nun können wir zwei Modalitäten aufstellen. Einmal nehmen wir an, daß das gesamte Perzeptionsorgan in der Lichtrichtung polarisiert wird, und daß so gewissermaßen durch die Aufstellung von uns unsichtbaren Bezugspunkten die Richtung des Lichtes empfunden wird, nach der alsdann die Reaktionsrichtung dirigiert wird². Diese, als „*Lichtrichtungstheorie*“ bekannte Auffassung basiert also auf der Annahme, daß das ganze perzipierende Organ dem Lichtreize gegenüber eine Ganzheit darstellt, und daß der ganze Reaktionsprozeß unter ganzheitlichen Gesichtspunkten betrachtet werden muß.

Demgegenüber steht die der kausalmechanischen Analyse allein zugängliche zweite Modalität, die sog. „*Lichtabfallstheorie*“. Diese sieht von irgendwelchen Polarisationserscheinungen völlig ab, sondern nimmt an, daß alle vom Lichte getroffenen Einzelteile des Perzeptionsorgans, jeder für sich, das Licht perzipieren, und daß lediglich die Reaktion vielleicht unter ganzheitlichen Gesichtspunkten stattfindet. Da nun aber die verschiedenen Teile des Perzeptionsorganes infolge der Lichtabsorption im Pflanzenkörper ungleich starke Lichtintensitäten zugeführt bekommen, so müssen auch die photochemischen Vorgänge in den einzelnen Organpartien ungleich verlaufen, es resultiert also eine „*photochemische Ungleichheit*“³, die direkt proportional der Lichtrichtung im Pflanzenkörper verläuft, und die ihrerseits die nachfolgende Reaktionsrichtung leitet.

Im Anschluß an diese Lichtabfallstheorie ist namentlich von BLAAUW⁴, unter Verwendung älterer, schon von DE CANDOLLE herrührenden Vorstellungen eine kausalmechanische Theorie des Phototropismus entwickelt worden, die unter dem Namen „*Blaauwsche Theorie*“ bekannt ist, und die wir im nachfolgenden kurz unter Berücksichtigung der neueren Untersuchungen wiedergeben

¹ NUERNBERGK, E.: Bot. Abh., H. 12. Jena 1927.

² SACHS, J.: Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Stoff u. Form d. Pflanzenorgane (1879, 1880); Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Leipzig 1887. — NOLL, F.: Arb. d. bot. Inst. Würzburg 3, 505 (1888). — FITTING, H.: Jb. wiss. Bot. 38, 619 (1903); 45, 83 (1907). — LUNDE-GARDH, H.: Ark. Bot. (Schwed.) 18, Nr 3 (1922).

³ BLAAUW, A. H.: Med. v. Landbouwhoogeschool. 15, 89 (1918).

⁴ BLAAUW, A. H.: Z. Bot. 6, 641 (1914); 7, 465 (1915); l. c. (1918).

wollen. Schon DE CANDOLLE hatte beobachtet, daß die Pflanzen im Dunkeln schneller als im Hellen wachsen. BLAAUW hat später die feineren Unterschiede des Wachstums im Dunkeln und im Hellen genauer analysiert und ist dabei zu der Entdeckung der Lichtwachstumsreaktion gekommen, die wir hier nicht näher besprechen wollen, da sie bereits andernorts in diesem Handbuch ausführlich geschildert ist¹. Im wesentlichen versteht man unter Lichtwachstumsreaktion die Veränderungen der Wachstumsgeschwindigkeiten, die dann eintreten, wenn ein bisher unbeleuchteter Pflanzenteil plötzlich von einer bestimmten Lichtmenge allseitig bzw. antagonistisch getroffen wird. Es hat sich ergeben, daß diese Veränderungen gewisse gesetzmäßige Beziehungen zu den bei der Beleuchtung angewandten Lichtmengen aufweisen, und daß dabei genau ebenso wie bei den phototropischen Erscheinungen die Größe und der Ort des beleuchteten Organes auf die Wachstumsreaktion von großem Einfluß ist².

BLAAUW nimmt nun an, daß sich prinzipiell eine phototropische Reaktion von einer Lichtwachstumsreaktion nur dadurch unterscheidet, daß im ersten Falle einseitig, im zweiten Falle allseitig beleuchtet wurde; hieraus ergibt sich, daß die *Lichtwachstumsreaktion bei einseitiger Beleuchtung infolge der Lichtabsorption* im Perzeptionsorgan, das seinerseits die Lichtwachstumsreaktion dirigiert, an den verschiedenen Flanken des reagierenden Organabschnittes *ungleich groß* ist, und daß dadurch die phototropische Krümmung resultiert. BLAAUW macht also die Annahme, daß nicht nur bei der Perzeption, sondern auch bei der Reaktion jeder ganzheitliche Vorgang völlig ausgeschaltet ist (einschließlich der Reizleitung), daß sich vielmehr der ganze *Perzeptions- und Reaktionsprozeß* aus der *einfachen Summe dieser Vorgänge* in allen einzelnen, dabei beteiligten Zellen und Zellteilen ergibt.

Es sind in den letzten Jahren viele Versuche gemacht worden, die Vorstellungen BLAAUWS, nach denen der Phototropismus einfach eine Abart der normalen Wachstums- und Bewegungserscheinungen ist, zu beweisen, aber man hat bislang mit diesen Bestrebungen noch keinen rechten Erfolg gehabt, da die einem solchen Beweise entgegenstehenden experimentellen Schwierigkeiten doch sehr große sind³. Überdies sind unsere Kenntnisse über das Wesen der Perzeptionsvorgänge, ja selbst über die gesetzmäßigen Beziehungen, denen diese Perzeptionsvorgänge im Hinblick auf Reiz und Reaktion unterliegen, noch durchaus mangelhaft, und andererseits bilden diese Erscheinungen gerade die Grundlage, auf der man die Theorie des Phototropismus weiter aufbauen kann. Somit ist es zur Zeit nicht möglich, eine Entscheidung darüber zu treffen, ob man sich die photischen Erscheinungen im Pflanzenreich ganz kausalmechanischen Prinzipien entsprechend vorstellen und daher Lichtabfalls- und BLAAUWSche Theorie annehmen soll, oder ob man nicht in ganzheitlichen Vorgängen

¹ Bd. VIII, I. S. 72. STERP, H.: Die Wachstumsbewegungen bei Pflanzen (1925).

² VAN DILLEWIJN, C.: Rec. Trav. bot. néerl. **24**, 407 (1927).

³ Die bisher gemachten Untersuchungen ergaben zwar einen gewissen Zusammenhang zwischen dem, die phototropische Krümmung bedingenden Wachstum, und dem normalen Wachstum bei allseitiger bzw. antagonistischer Beleuchtung, aber doch noch keine eigentliche Übereinstimmung zwischen phototropischen und photoblastischen Vorgängen, wie sie BLAAUW in seiner Theorie fordert. Eine genauere Berücksichtigung der in den Versuchsobjekten herrschenden, in ihrer physiologischen Bedeutung noch unerforschten optischen Bedingungen, sowie eine größere Beachtung des bei der phototropischen Krümmung unter normalen Verhältnissen vorhandenen geotropischen Einflusses könnten indessen bei weiteren Studien vielleicht doch zu Resultaten führen, die mit der BLAAUWSchen Theorie in besserem Einklange ständen. Vgl. dazu E. NUERNBERGK: Bot. Abh., H. 12. Jena 1927. — PISEK, A.: Jahrb. wiss. Bot. **57**, 960 (1928). — WENT, F. W.: Rec. Trav. bot. néerl. **25 A**, 483 (1928). — BOYSEN, JENSEN, P.: Planta **5**, 464 (1928). — BEYER, A.: Planta **4**, 411 (1927); *ibid.* **5**, 478 (1928).

(Lichtrichtungstheorie bzw. Polarisation) die Grundlage des Phototropismus und der Phototaxis sehen soll. Die bisher bekannten Tatsachen sprechen mehr für die erste, der experimentellen Analyse allein zugängliche Auffassung, so daß demnach unsere Reizerscheinungen im wesentlichen noch außerhalb des eigentlichen Geheimnisses, das in den Lebensvorgängen liegt, zu stehen scheinen.

E. Anhang. Die Phototaxis der Chloroplasten in den Pflanzenzellen¹.

Es bleibt nun noch übrig, um das Bild der photischen Reizerscheinungen bei den Pflanzen zu vervollständigen, einen kurzen Blick auf die Bewegungen der Chloroplasten in den grünen Pflanzenorganen zu werfen, die durch Lichtreize induziert werden. Grundsätzlich verlaufen alle diese Bewegungen nach den gleichen Prinzipien, offenbar haben sie den Zweck, die Chlorophyllkörner im Zellinnern in eine solche *optimale Lichtlage* zu bringen, die ihrer Stimmung am meisten entspricht und sie wahrscheinlich auch am besten die CO₂-Assimilation vollziehen läßt. Über die physiologischen Einzelheiten dieser Chloroplastenbewegungen sind wir erst sehr ungenügend unterrichtet, es steht nur fest, daß sich die Chlorophyllkörner durchaus selbständig in dem sie umgebenden Plasma bewegen, und daß, wie bei den Phototaxien frei beweglicher Organismen, ihre Lichtstimmung durch andere Faktoren, wie Temperatur, chemische Einflüsse usw. nicht unwesentlich beeinflusst werden kann.

Eine Ausnahme bilden nur die Chromatophoren verschiedener Diatomeen (Striatella und Biddulphia), die in ihrer Gestalts- und Lageveränderung weitgehend vom Reizzustand des Protoplasmas ihrer Zelle abhängig sind und sich nicht unabhängig davon (z. B. phototaktisch) bewegen können².

Da vor allem die *Lichtverteilung*, die ihrerseits vom Lichteinfall und den optischen Verhältnissen eines grünen Pflanzenorganes abhängig ist, die Bewegungen der Chloroplasten beeinflusst, ist es nicht erstaunlich, daß wir bei den verschiedenen Pflanzentypen je nach dem Bau ihrer Zellen und den Lebensbedingungen, unter denen diese leben, im einzelnen ein recht unterschiedliches phototaktisches Verhalten der Chlorophyllkörner beobachten können. SENN stellt nicht weniger als 7 Typen für das Verhalten der Chloroplasten auf, von denen die wichtigsten im folgenden kurz charakterisiert werden sollen³.

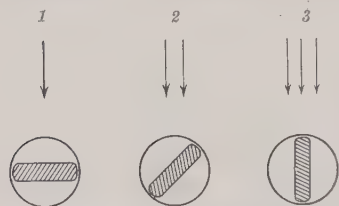


Abb. 43. Chloroplastenverlagerung beim Mesocarpustypus. Schematisch. 1 = Flächenstellung im Licht mittlerer Intensität. 2 = Mittlere Stellung in stärkerem Licht. 3 = Profilstellung in direktem Sonnenlicht. (1 und 3 nach JOST, 2 nach SENN.)

1. *Mesocarpustypus*. Der zylindrische Zellkörper dieser Alge enthält einen einzigen Chloroplasten, der die Gestalt einer rechteckigen Platte aufweist. Abb. 43 gibt einen schematischen Querschnitt durch eine Mesocarpuszelle wieder und zeigt, daß sich der physiologisch symmetrisch gebaute Chloroplast je nach der Lichtintensität entweder senkrecht oder im Winkel von 180° (Profilstellung) zur Lichtrichtung einstellt.

2. u. 3. *Vaucheria- und Chromulinatypus*. Bei diesen beiden Typen sind in den zylindrischen Zellen mehrere Chloroplasten vorhanden, die sich bei hohen Lichtintensitäten den am wenigsten belichteten Flanken der Zellen anlagern. Bei optimalen Lichtintensitäten sammeln sich die Chloroplasten bei *Vaucheria* an der Vorder- und Rückseite (von der Lichtrichtung aus gesehen) der Zellängswände an, beim *Chromulinatypus* mehr auf Vorder- oder

¹ STAHL, E.: Bot. Ztg. **38**, 297 (1880). — SCHIMPER, A. F. W.: Jb. wiss. Bot. **16**, 1 (1885). SENN, G.: Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908; Verh. Naturf. Ges. Basel **28**, 104 (1917); Ztschr. f. Bot. **11**, 81 (1919).

² SENN, G.: Anm. 1 (1919).

³ SENN, G.: Anm. 1 (1908).

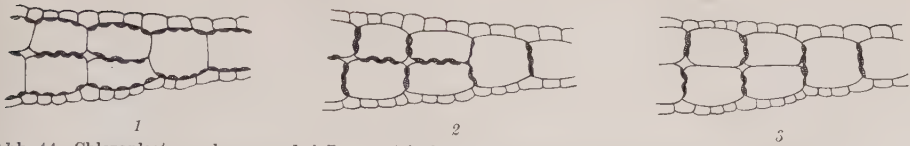


Abb. 44. Chloroplastenverlagerung bei *Lemna trisulca* (Schwammparenchymtypus). 1 = Diastrophe in Licht mittlerer Intensität. 2 = Apostrophe bei Verdunkelung. 3 = Parastrophe bei Besonnung. Vergr. ca. 270. (Nach STAHL.)

Rückseite. Typisch ist für den Chromulinatypus die sog. *Escharostrophe* oder *Brennpunkt-lage*, indem sich die Chromatophoren bei optimalen Lichtintensitäten in den optischen Brennpunkt der Zellen begeben.

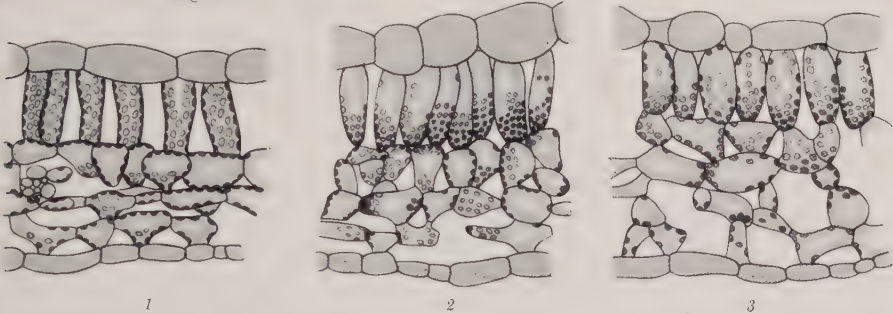


Abb. 45. Chloroplastenverlagerung bei *Phaseolus vulgaris* (Palisadenparenchymtypus). 1 = Anordnung in diffusem Licht mittlerer Intensität. 2 = Anordnung in direktem Sonnenlicht, senkrecht von oben. 3 = Anordnung bei Verdunkelung. Vergr. ca. 270. (Nach SENN.)

4. *Eremosphäratypus*. Dieser Typus wird besonders dadurch charakterisiert, daß sich die bei optimalen Lichtintensitäten im ganzen protoplasmatischen Wandbelag verteilten Chloroplasten bei hohen Lichtintensitäten in „*Systrophe*“ um den Kern scharen.

5., 6., 7. *Funaria*-, *Schwammparenchym*-, *Palisadenparenchymtypus*. Diese Verlagerungstypen finden sich bei ein- (*Funariatyp*) bzw. mehrschichtigen Zellverbänden verbreitet, während sich die bisher betrachteten Typen nur auf einzellige oder höchsten fadenförmige Zellkörper bezogen. Die Chloroplasten von *Funaria* liegen bei optimalem diffusen Licht in „*Epistrophe*“ den Außenwänden des einschichtigen Zellgewebes an, bei hohen Lichtintensitäten wandern sie in „*Parastrophe*“ an die sich gegenseitig berührenden Flanken der einzelnen Zellen. Der Schwammparenchymtypus stimmt prinzipiell mit dem *Funariatypus* überein. Abb. 44 zeigt die typischen Stellungen bei der Wasserlinse (*Lemna trisulca*), Abb. 45 die Anordnung im Schwammparenchym von der Bohne (*Phaseolus vulgaris*). Die gleiche Abbildung läßt auch die Chromatophorenverlagerung, die dem Palisadentypus entspricht, gut erkennen. Normalerweise befinden sich die Chromatophoren dort an den Längswänden der schlauchförmigen Zellen gleichmäßig verteilt, bei hohen Lichtintensitäten sammeln sie sich aber entweder am Grunde der Zellen an (Abb. 45 Nr 2.), oder bilden an den Längswänden kleine Anhäufungen. Bezeichnend ist für die eben besprochenen 3 Typen, daß sich die Chloroplasten im Dunkeln, wahrscheinlich chemotaktisch angelockt, gerne an die an andere Zellen anstoßenden inneren Fugenwände (Abb. 44 Nr. 2, 45 Nr. 3) begeben, und zwar ziehen assimilierende und stoffspeichernde Zellen die Chromatophoren ihrer Nachbarzellen an, stoffarme Zellen (Mark- und Epidermiszellen) dagegen nicht¹.

Was die Lichtqualität betrifft, die die Chloroplastenverlagerung bewirkt, so wird diese meist durch die kurzwelligen *blau-violetten Spektralbezirke* hervorgerufen, während die gelbroten Strahlen mehr oder weniger wirkungslos sind. Nur die Chromatophoren von *Mesocarpus* reagieren bei höheren Temperaturen besonders auf rotes Licht, desgleichen einige gelbbraun gefärbte Chromatophoren von *Chromulina*, *Neottia* und *Orobanche*, bei welchen letzteren vielleicht die Besonderheit des Absorptionsspektrums diese Abweichungen bedingt.

¹ Ähnliches fand SENN bei den Phaeoplasten verschiedener Braunalgen (*Dictyota*, *Taonia*, *Padina*). G. SENN: Zitiert auf S. 58 (1919).

Lochcamera-Auge.

Von

R. HESSE

Berlin.

Mit einer Abbildung.

Ein eigenartig gestaltetes Auge besitzt der uralte Cephalopode *Nautilus*, der einzige Überrest einer ausgestorbenen großen Familie. Es besteht in einer etwa kugeligen Einstülpung der Epidermis, über der sich die Einstülpungsränder

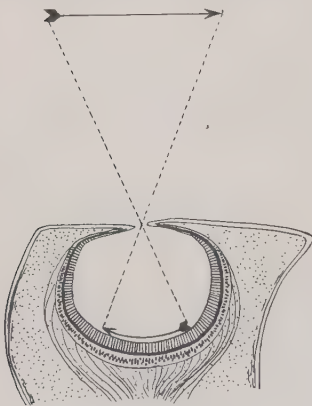


Abb. 46. Auge von *Nautilus* mit Schema des Strahlenganges.

bis auf eine enge Öffnung nähern. Ein lichtbrechender Apparat fehlt; dagegen ist der Bau der Netzhaut nicht minder hoch ausgebildet als in den Linsenaugen der dibranchiaten Cephalopoden. Es ist kaum möglich, anzunehmen, daß hier nicht eine Bildrezeption stattfinden sollte. Ein Bild kann auf dem Augenhintergrund nur so zustande kommen, daß sich die von einem Objekt ausgehenden Strahlen in der engen Augenöffnung kreuzen (Abb. 46). Ein solches Bild ist ungemein lichtschwach, und es ist sehr fraglich, ob bei seinem Aufenthalt in größeren Meerestiefen (meist tiefer als 100 m) das Tier überhaupt mit diesen Augen sehen kann. Zu Zeiten jedoch wird *Nautilus* auch nahe der Oberfläche schwimmend getroffen; dann dürfte, bei der Lichtfülle der Tropen, die Lichtmenge für das Sehen mit diesen Augen genügen. Experimentell ist diese Frage noch nicht in Angriff genommen.

Das musivische Auge und seine Funktion.

Von

R. HESSE

Berlin.

Mit 9 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

EXNER, S.: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien 1891. — DEMOLL, R.: Die Physiologie des Facettenauges. Erg. Zool. 2, 431—516 (1910).

Auf S. 14 f. wurde schon auf das Zustandekommen von Bildsehen in zusammengesetzten Augen mit dichtgedrängten divergierenden Einzelocellen hingewiesen, wie es in den Kiemenaugen des Röhrenwurms *Branchiomma*, den Augen am Mantelrand der Muschel *Arca* und in den Komplexaugen der Arthropoden vorkommt. Bei *Branchiomma* und *Arca* wird das Sehfeld des Einzelocells dadurch beschränkt, daß der rezipierende Stiftchensaum der Sehzelle in der Tiefe der Pigmentröhre steckt, also nur von Strahlen erreicht wird, die ganz oder nahezu parallel der Achse des Ocells einfallen. Bei den Arthropoden ist es wesentlich der lichtbrechende Apparat des hier als Omma bezeichneten Einzelocells, der die Beschränkung des Sehfeldes derart bewirkt, daß sich die Einzelsehfelder zum Gesamtsehfeld ebenso zusammenschließen wie die Ommen zum Komplexauge. Solche Komplexaugen sind ziemlich allgemein verbreitet bei Krebsen und Insekten und kommen in analoger Ausbildung, aber auf etwas anderer morphologischer Grundlage, bei dem Tausendfuß *Scutigera* und dem Schwertschwanzkrebs *Limulus* vor.

Das Komplexauge (zusammengesetzte A., Facettenauge) der Krebse und Insekten erweist sich bei erstaunlicher Einförmigkeit im Aufbau als ein Proteus an Vielgestaltigkeit. Diese Augenform, die bei mehr als $\frac{2}{3}$ aller lebenden Tierarten verbreitet ist, besteht überall in gleicher Weise aus dicht aneinander schließenden, schlank pyramidenförmigen Einzelocellen, den Ommen, deren Achsen nach außen divergieren (Abb. 54). Jedes Omma ist stets aus der gleichen Zahl von Zellen (14) zusammengesetzt (Abb. 47 u. 51), 2 Corneazellen (bei den Insekten Hauptpigmentzellen genannt), 4 Kegelzellen und 8 Sehzellen (Retinulazellen), von denen freilich 1 oder 2 oft nur als Reste gefunden werden. Zwischen die Ommen schieben sich Nebepigmentzellen ein, deren Zahl nach den Gruppen wechselt. Der lichtbrechende



Abb. 47. Omma des Komplexauges von *Pteroplana*, nach HESSE, verändert.

1 Kegelzelle, 2 Hauptpigmentzelle, 3 und 4 Kerne von Sehzellen (Retinulazellen), 5 Stiftchensaum (Rhabdomer), 6 Nervenfaser.

Apparat besteht aus einer cuticulären Cornealinse und einem Kegel. Im licht-rezipierenden Abschnitt des Omma, der Retinula, stehen die Sehzellen im Kreis um die Achse angeordnet und tragen an ihrer axialen Kante je einen, durch Verschmelzung der Stiftchen und Cuticularisierung mehr oder weniger umgewandelten Stiftchensaum, das Rhabdomer; die Rhabdomere einer Retinula verschmelzen oft zu einem einheitlichen Rhabdom.

Auf dieser einheitlichen Grundlage können aber Gebilde von sehr verschiedenem Aussehen und ungleicher Leistung zustande kommen. Der lichtbrechende Apparat variiert in mannigfacher Weise. Die Cornealinse zeigt an ihrer Außenfläche alle Übergänge zwischen völlig flacher (Abb. 51) und starker Wölbung (Abb. 48 B); ihre Innenfläche kann konkav, flach, gewölbt oder sogar kegelförmig ausgezogen sein (Abb. 48). Der Kegel, der ihr nach innen anliegt, hat entweder ganz oder nahezu kegelförmige oder weinflaschenförmige Gestalt und besteht aus Zellen, deren Protoplasma hell und durchsichtig ist (acone Augen

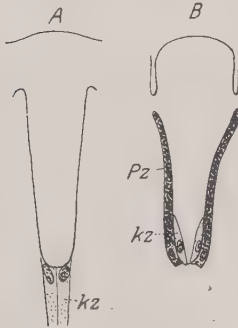


Abb. 48. Corneakegel von *Lam-pyrus* (A) und *Stimulium* (B). A nach KIRCHHOFFER, B nach DIETRICH

GRENACHERS¹, Abb. 47), oder zwischen den kleinen Kegelszellen und der Cornealinse liegt eine homogene Sekretmasse (pseudocone Augen GRENACHERS¹), oder aber hat der Kegel die Form eines Artilleriegeschosses und die Substanz der vier ihn aufbauenden Zellen ist cuticular verändert, wodurch er zum stark lichtbrechenden Kristallkegel geworden ist (eucone Augen GRENACHERS¹, Abb. 51 u. 55). Wo die Cornealinse nach innen kegelförmig ausgezogen ist (Abb. 48), fehlt den Kegelszellen jede Bedeutung für die Lichtbrechung. Die Zellen der Retinula schließen sich den Kegelzellen nach innen unmittelbar an (Abb. 47 u. 51). Aber die Rhabdomeren können entweder bis an den Kegel reichen und dessen inneres Ende sogar umfassen (Abb. 47), oder aber das Rhabdom ist auf den proximalen Abschnitt der Retinulazellen beschränkt, so daß sich ein durchsichtiger

Zwischenraum zwischen sein freies Ende und die Kegelspitze einschiebt (Abb. 51 u. 55). Die optische Isolierung des Ommas ist bei den primitiven Augen völlig scharf; Pigment in den Hauptpigmentzellen, den Retinulazellen und den Nebenzellen läßt keine Strahlen zu den Rhabdomeren gelangen, die nicht den zugeordneten optischen Apparat passiert haben (Abb. 47); aber bei einer großen Anzahl Augen finden sich auch in dieser Hinsicht Abweichungen (Abb. 51 B; vgl. unten). Mit diesen Verschiedenheiten im Bau sind Verschiedenheiten der Leistungen aufs innigste verknüpft.

JOHANNES MÜLLER ist es, dem die jetzt allgemein angenommene Auffassung der Funktion des Komplexauges zu danken ist: jedes Omma wird nur durch Strahlen erregt, die aus einem beschränkten Teil des Gesamt Gesichtsfeldes stammen; dieses Teilgesichtsfeld ist ein Kegel, dessen Achse die Verlängerung der optischen Achse des Ommas ist. GRENACHERS morphologische Untersuchungen zeigten dann, daß die einzelne Retinula nach der Anordnung ihrer Sehzellen nicht ein Bild, sondern nur eine einheitliche Erregung rezipieren kann, sicher in all den zahlreichen Fällen, wo die rezipierenden Elemente, die Rhabdomere, zu einem einheitlichen Rhabdom verschmolzen sind. So setzt sich also auch die Gesamterregung des Komplexauges aus den Einzelerregungen der zahlreichen (bis zu vielen tausend) Ommen zusammen, wie im Linsenauge aus den Einzelerregungen der Zellen des Seh epithels, auf dem das Bild von der

¹ GRENACHER, H.: Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

Linse entworfen wird. Ein Mosaik von Erregungen ist in beiden Fällen vorhanden; der Ausdruck „musivisches Sehen“ wird jedoch nach JOH. MÜLLERS Vorgang nur für das Sehen mit den Komplexaugen gebraucht. EXNERS Untersuchungen des lichtbrechenden Apparats und seiner Wirkungsweise haben MÜLLERS Theorie fest begründet.

Die Grundbedingung für die Bildrezeption durch die Komplexaugen besteht also darin, daß durch den lichtbrechenden Apparat jedes Ommas (Linse + Kegel) nur solche Strahlen zu dem Rhabdom geleitet werden, die parallel oder nahezu parallel mit der Ommenachse auf die Linse fallen, daß aber Strahlen von abweichender Richtung so gebrochen werden, daß sie das Rhabdom nicht erreichen, sondern von dem den Kegel umgebenden Pigment absorbiert werden oder, falls der Kegel von einer Guaninlage umgeben ist wie bei *Mantis*, durch Reflexion an den Kegelwänden wieder herausgeleitet werden. Dieser einfachste Fall liegt vor, wenn der Kegel ein einfacher Zellkegel oder ein Sekretkegel aus homogener Substanz von wirklich kegelförmiger Gestalt ist, der sich noch in einen kurzen zylindrischen Anhang verlängern kann. Dann werden die parallel der Achse auf die Linse fallenden Strahlen alle, die unter einem kleinen Winkel schräg einfallenden Strahlen zum Teil zum Rhabdom gelangen; das Sehfeld wird also nahezu mit der Verlängerung des Omma zusammenfallen, und die Einzelsehfelder werden etwa so nahe zusammenschließen wie die Ommen selbst. Wie weit sich die Sehfelder benachbarter Ommen gerade berühren oder mit den Rändern decken, hängt jeweils von der Beschaffenheit des lichtbrechenden Apparats ab. Die

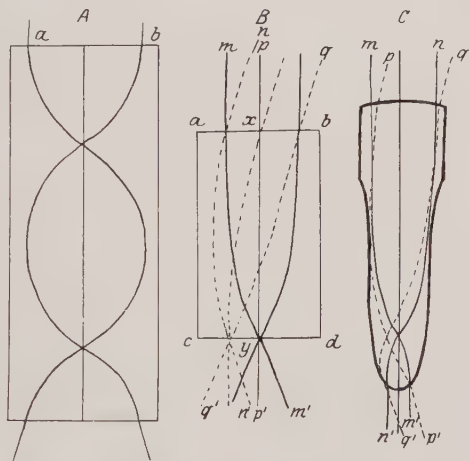


Abb. 49 A—C Strahlengang im Linsenzylinder von verschiedener Länge (A und B) und im Krystallkegel (C). (Nach S. EXNER.)

Erregung des Rhabdoms muß dann nach ihrer Stärke der durchschnittlichen Lichtstärke des zugeordneten Sehfeldes entsprechen; aber ein ins einzelne gehendes Bild der im Einzelsehfeld belegenen Lichtquellen wird nicht geliefert. Es kann also ein Sternenhimmel, wenn in jedem Einzelsehfeld ein Stern liegt, die gleiche Gesamtwirkung hervorrufen wie eine einheitliche lichtstrahlende Fläche von geringerem Glanz als die Einzelsterne.

Ganz anders werden die Lichtbrechungsverhältnisse, wenn die Masse des Kegels nicht, wie bei den Zell- und Sekretkegeln der aconen und pseudococnen Komplexaugen, homogen, durch und durch von gleicher Brechkraft ist, sondern wenn die Brechkraft schichtenweise zunimmt wie bei den Krystallkegeln der euconen Augen. Hier ist die Brechkraft axial am stärksten und vermindert sich stetig gegen die Oberfläche; ebenso ist es dort, wo der Kegel durch einen Fortsatz der Cornea ersetzt wird, wie in den Augen mancher Dipteren und Käfer (Abb. 48). Die Form des Krystallkegels bzw. Corneakegels ist dann aber nicht kegelig, sondern nahezu zylindrisch mit abgerundetem oder sanft zugespitztem inneren Ende (Abb. 51). Der Weg der Lichtstrahlen in einem solchen geschichteten Zylinder ist nicht geradlinig wie in homogenen Stoffen, sondern gebogen. Denn Lichtstrahlen, die einen solchen „Linsenzylinder“ (EXNER) passieren, kommen in zunehmend dichtere oder zunehmend weniger dichte Schichten und werden

dabei zum oder vom Lot gebrochen; daraus ergibt sich ein Strahlengang, wie ihn EXNER in Abb. 49 A u. B darstellt. Auf den lichtbrechenden Apparat des euconen Komplexauges übertragen, ist der Verlauf der Strahlen so, wie es in Abb. 49 C wiedergegeben ist: es treten Strahlenbündel, die parallel der Achse in den Kegel eintreten (mn), bei bestimmter Länge des Linsenzylinders wieder in axialer Richtung aus dem Kegel aus; Strahlenbündel dagegen, deren Richtung

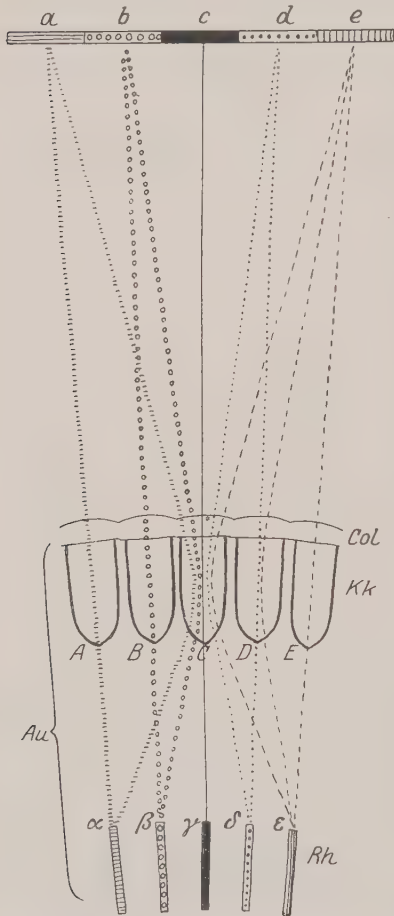


Abb. 50. Schema der Lichtbrechung im Superpositionsauge. *Au* Auge; *Col* Corneallinsen; *Kk* Krystallkegel; *Rh* Rhabdome.

nachbarten Krystallkegel hindurchgehen (in Abb. 50 die Strahlen vom Objektpunkt e im Bildpunkt ε durch die Krystallkegel E, D, C). Die Gesamtheit der lichtbrechenden Apparate der Ommen wirkt also hier als Einheit und entwirft ein einheitliches Bild, das von der Gesamtheit der Rhabdome rezipiert wird. Diese Einheitlichkeit zeigt sich auch darin, daß die Zahl der Rhabdome von der Zahl der optischen Einzelapparate unabhängig werden kann, z. B. im Frontauge der Eintagsfliege *Cloëon*, wo in den Randteilen eine Anzahl Kegel unterdrückt sind (Abb. 54). Solche Augen mit Krystallkegeln bezeichnet EXNER demnach als Superpositionsaugen und stellt sie den primitiveren aconen und pseudoconen Komplexaugen, den Appositionsagen, gegenüber.

mit der Achse des Kegels einen kleinen Winkel bilden (pq), verlassen das Ende des Krystallkegels nach der gleichen Seite, von der aus sie in ihn eingetreten sind. Ein Krystallkegel kann daher von einem kleinen leuchtenden Objekt ein aufrechtes Bild entwerfen (der Krystallkegel C in Abb. 50 vom Gegenstand $abcde$ das Bild $a\beta\gamma\delta\varepsilon$). Beim Zusammenwirken zahlreicher Krystallkegel wirken die Nachbarkegel ebenso; jedes Einzelbild hat den Punkt als Zentrum, der in der Verlängerung der Kegelachse liegt. In einer bestimmten Entfernung hinter den Kegeln decken sich die entsprechenden Bildpunkte, und so kommt es zu einem aufrechten Gesamtbild, das durch Übereinanderlagerung der von jedem Einzelkegel entworfenen Teilbilder entsteht und das EXNER deshalb Superpositionsbild nennt. Das Zustandekommen eines solchen aufrechten Gesamtbildes durch das Zusammenwirken der lichtbrechenden Apparate aller Ommen läßt sich durch direkte Beobachtung feststellen. EXNER benutzte die abgekappte Cornea mit ihren Kegeln vom Auge des Leuchtkäferchens (Abb. 48 A) unter dem Mikroskop als lichtbrechenden Apparat und sah bei geeigneter Einstellung das von ihr entworfene aufrechte Bild eines Gegenstandes, ja, er konnte dieses sogar mikrophotographisch aufnehmen. Der lichtbrechende Apparat wirkt also hier so, daß das Bild eines Objektpunktes nicht nur durch die Strahlen zustande kommt, die den zugeordneten Krystallkegel passieren, sondern daß sich in ihm auch die Strahlen vereinigen, die vom Objektpunkt durch die be-

Figure 1 consists of two vertical schematic diagrams, A and B, illustrating the embryonic development of the hindgut in *A. taeniorhynchus*. Diagram A (left) shows an early stage with a central vertical tube and two side tubes. Labels on the right include 'Col' at the top, followed by 'Cgk', 'Kkk', and 'Kk'. Diagram B (right) shows a later stage with more complex branching and internal structures. Labels on the right include 'Col', 'Cgk', 'Kkk', 'Kk', 'Pz', 'Kz', 'Rzk', 'Rh', 'Bm', and 'Nf' at the bottom. The diagrams use various line styles (solid, dashed, dotted) and shading to represent different tissues and structures.

Abb. 51. Ommen vom Komplexauge des Flußkrebes mit Hellstellung (*A*) und Dunkelstellung (*B*) des Pigments. (Nach BERNHARDS.) *Col* Cornealinse; *Cgk* Corneazellkern; *Kkk* Kerne der Krystallkegel *Kk*; *Pz* Pigmentzelle; *Kz* Kegelzelle *Rzk* Kerne der Retinulazellen; *Rh* Rhadom; *Bm* Basalmembran; *Nf* Nervenfasern.

(*e* in Abb. 50) zum zugeordneten Rhabdom (*s*) die Strahlen nicht bloß durch die zugeordnete Linse (*E*), sondern auch durch die zwei nächst benachbarten Kreise von Linsen gelangen, so sind das zusammen 19 Linsen; die Lichtstärke des Bildes steigt also auf das Neunzehnfache.

Das Appositionsauge ist die ursprünglichere Form des Komplexauges. Man findet es bei niederen Krebsen (Phyllopoden) und niederen Insekten (Apterygoten, Orthopteren, Perliden), aber auch bei Insektenordnungen jüngeren Alters, vor allem solchen, die bei Tag, in hellem Licht fliegen, wie Libellen, Hemipteren, Dipteren, Hymenopteren, Tagfalter. Viele Dämmerungsinsekten dagegen besitzen Superpositionsaugen, z. B. Spinner, Schwärmer, zahlreiche Käfer; auch die höheren Krebse, die ja im Wasser auch tags in geringerer Lichtstärke leben, besitzen Superpositionsaugen. Durch eine eigenartige Einrichtung aber sind

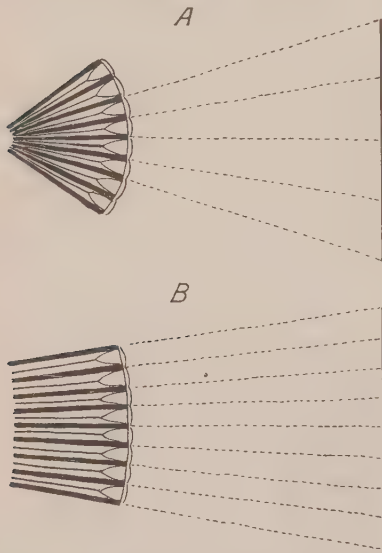


Abb. 52 A–B. Wirkung verschiedener Divergenz der Ommen: bei A kommt ein weniger genaues, bei B ein genaueres Bild eines gleichgroßen Gegenstands zu Stande.

die Superpositionsaugen auch für bedeutendere Lichtstärke geeignet gemacht. Unter dem Einfluß der Belichtung wandert das Pigment in den die Ommen umscheidenden Pigmentzellen und in den Retinulazellen (Abb. 51 A u. B). Bei schwachem Licht (B) zieht es sich teils zwischen die Krystallkegel, teils hinter die Rhabdome (durch die Basalmembran) zurück und gibt den Raum zwischen Kegeln und Rhabdom für die superponierten Strahlen frei. In starkem Licht (B) aber stellt es sich so, daß die Ommen von einer Pigmenthülle umgeben und dadurch optisch isoliert werden; damit wirkt das Auge als Appositionsauge und wird lichtschwächer, so daß eine Überreizung der Rhabdome verhindert wird.

Wie bei den Linsenaugen die Auflösungskraft von der Zahl der vom Bilde getroffenen Stäbchen und Zapfen abhängt, so ist auch beim Komplexauge die Zahl der Ommen, über deren Sehfelder sich ein Objekt erstreckt, von Bedeutung für die Genauigkeit der Bilder. Je kleiner in einer gegebenen Entfernung vom

Auge die Einzelsehfelder sind, um so zahlreicher werden sie sich auf eine bestimmte Fläche verteilen und um so reicher an Einzelheiten wird die Gesamterregung, das rezipierte „Bild“. Die Einzelsehfelder sind aber in einer bestimmten Entfernung vom Auge um so kleiner, je weniger die Achsen der Ommen divergieren, je schlanker die Pyramidenform des Ommas ist: wenn jedoch die Achsen der Ommen stärker divergieren, dann nehmen die Sehfelder mit zunehmender Entfernung vom Auge schnell an Größe zu und derselbe Gegenstand verteilt sich auf weniger Sehfelder, gibt also ein ungenaueres Bild (Abb. 52A u. B). Ein Stab von 1 m Länge in einer Entfernung von 1,37 m vom Auge erstreckt sich beim Ohrwurm (*Forficula*) über 5–6 Einzelfelder, bei der Uferfliege (*Perla*) über 10, beim Blutströpfchen (*Zygæna*) über 20, beim Gelbrand (*Dytiscus*) über 30, bei einer Libelle (*Aeschna*) im günstigsten Falle über 60 Einzelsehfelder, gibt also zunehmend deutlichere Bilder. Dagegen haben Komplexaugen mit stark divergierenden Achsen der Ommen den Vorzug eines großen Gesamtsehfeldes.

Bei vielen Arthropoden, z. B. dem Flußkrebs, der Wanderheuschrecke, der Ameisenjungfer, vielen Schwärmern, ist die Divergenz der Ommen im ganzen

Auge nahezu gleich. In zahlreichen Fällen aber tritt eine Arbeitsteilung zwischen verschiedenen Teilen des Auges ein, derart, daß an den Rändern die Ommen stark divergieren und einen großen Gesichtskreis beherrschen, in der Mitte dagegen die Divergenz geringer ist, so daß geradezu eine Stelle des deutlichsten Sehens vorliegt, die durch Drehen des Kopfes auf einen Gegenstand eingestellt werden kann, der in der Peripherie des Auges eine starke Erregung ausgelöst, „die Aufmerksamkeit des Tieres erregt“ hat. So ist es z. B. bei den Libellen oder bei der Raubfliege *Laphria* (Abb. 53). Diese Arbeitsteilung im Komplexauge kann so weit gehen, daß es zu einer Teilung in 2 Abschnitte (Frontauge und Seitenauge) kommt (Abb. 54); der eine, das Frontauge, hat nahezu parallel stehende Ommen; beim anderen, dem Seitenauge, divergieren die Achsen der Ommen stark. Zugleich zeichnet sich jenes durch Pigmentarmut aus und ist meist zum Superpositionsauge entwickelt, während dies reich an Pigment ist und eine scharfe Isolierung der Ommen aufweist. Solche Doppelaugen sind z. B. vorhanden bei den Tiefseesergestiden und -schizopoden, bei dem Wasserfloh *Polyphemus*, und unter den Insekten bei dem Netzflügler *Ascalaphus* und bei den Männchen der Eintagsfliege *Cloëon* und der Fliege *Bibio marci*.

Die Spärlichkeit von Pigment, die bei den mittleren Ommen des Libellenauges ebenso auffällt wie in den Frontaugen von Krebsen, *Cloëon* und Dipteren, bewirkt,

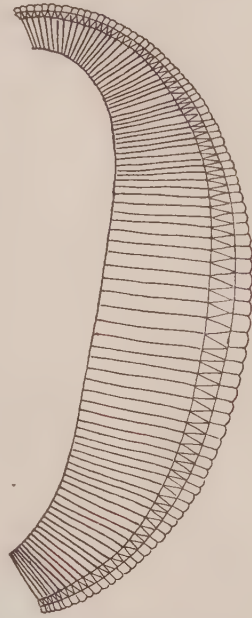


Abb. 53. Schema eines Sagittalschnitts durch das Komplexauge von *Laphria* mit verschiedener Divergenz der Ommaachsen. (Nach W. DIETRICH.)

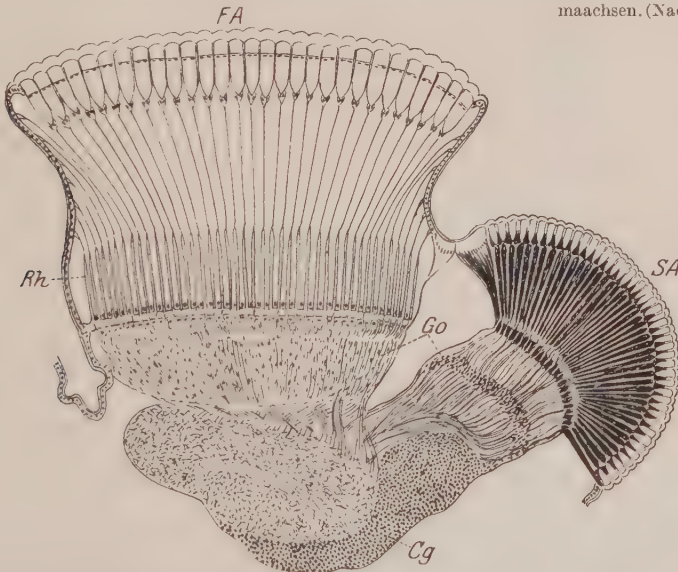


Abb. 54. Geteiltes Komplexauge von *Cloëon* ♂. FA Frontauge; SA Seitenauge; Rh Rhabdom; Go Ganglion opticum; Cg Cerebralganglion.

daß die optische Isolierung der Einzelommen weniger vollkommen ist, und daß die Strahlen, die von einem Objektpunkt ausgehen, außer dem zugeord-

neten Rhabdom auch noch benachbarte Rhabdome treffen. Dadurch entstehen Zerstreuungskreise, die zwar die Schärfe des Bildes herabsetzen, dafür aber bewirken, daß Bewegungen des Objekts in zahlreicheren Ommen Erregung hervorrufen und so leichter wahrgenommen werden, als es bei scharfer Abblendung der Randstrahlen der Fall sein würde.

Es liegt die Frage nahe, welche Bedeutung die Vielzahl der Sehzellen in einer Retinula hat, da doch bei Einheitlichkeit des Rhabdoms durch jedes Omma



Abb. 55. Omma des Komplexauges von *Scarabaeus* mit besonders ausgebildeter 8. Sehzelle (8. Sz.). Pz Hauptpigmentzelle; pz Nebenpigmentzelle. Sonst wie in Abb. 51. (Nach KIRCHHOFFER.)

nur eine einzige Erregung rezipiert wird. Das ist zunächst historisch begründet: die Linsenocelle, die im Laufe der Stammesentwicklung zum Komplexauge vereinigt wurden, hatten jeder eine Anzahl von Sehzellen. Weiter darf man wohl annehmen, daß durch die größere Zahl erregter Sinneszellen die Gesamtwirkung verstärkt und dadurch die geringere Stärke des Reizes (Lichtschwäche des Komplexauges) etwas ausgeglichen wird, wie ja auch z. B. beim Riechapparat des Maikäfers die höhere Zahl der einzelnen Sinnesorgane beim ♂ diesem eine größere Riechscharfe gegenüber dem ♀ gibt. Es ist aber auch der Gedanke durchaus nicht von der Hand zu weisen, daß eine Verschiedenheit der einzelnen Sehzellen der Retinula vorliegt, daß sie etwa auf verschiedene Wellenlängen des Lichtes abgestimmt sein und so das Farbensehen vermitteln könnten, das für eine Anzahl Insekten aus verschiedenen Gruppen jetzt mit Sicherheit nachgewiesen worden ist. Bei manchen Insekten ist eine abweichende Gestalt und Lage einer Sehzelle in jeder Retinula und damit wohl auch eine besondere Bedeutung derselben zweifellos: in den Ommen einiger Käfer (*Dytiscus*, *Scarabaeus*, *Trichius*, *Cicindela*) ist eine der Sehzellen ganz in den proximalsten Abschnitt der Retinula herabgerückt und trägt ein rezipierendes Element, das man einem Rhabdomer gleichsetzen muß, auch wenn ihm dessen langgestreckte Gestalt fehlt (Abb. 55). Da diese Augen, in denen solche basale Sinneszellen vorkommen, Superpositionsaugen sind, so liegt die Annahme nahe, daß auf diese Zellen in der Tiefe der Retinula die Strahlen von entfernteren Objekten vereinigt werden, daß also dadurch eine besondere Art Entfernungsehen vermittelt werde, wie bei Linsenaugen mit doppelter Retina (Stirnocell von Libellen, Auge von Pecten, vgl. S. 13). Ein anderer Unterschied zwischen sonst gleich aussehenden Sehzellen eines Ommas ist von RAMON Y CAJAL¹ und seinen Schülern nachgewiesen worden. Die von den Sehzellen eines Ommas ausgehenden Nervenfasern endigen nicht alle in der gleichen Lage der optischen Ganglien. Die Mehrzahl reicht

nur bis an die untere Grenze der plexiformen Schicht im distalsten Ganglion, während eine der Fasern diese Schicht durchsetzt und erst in einer tieferen Lage des Epipticums ihr Ende findet. Das läßt freilich nicht notwendig auf eine besondere Beschaffenheit der entsprechenden Sehzelle schließen, weist aber immerhin auf eine Arbeitsteilung zwischen den Sehzellen des Ommas hin. Daß es sich nicht um die Nervenfasern der oben besprochenen basalen Sehzelle handelt, geht daraus hervor, daß solche lange Fasern z. B. bei Libellen vorkommen, denen eine solche differente Sehzelle fehlt. Die Anhaltspunkte sind einstweilen noch zu gering, um bestimmte Folgerungen darauf aufzubauen.

¹ RAMON Y CAJAL: Trab. Labor. Invest. biol. 7 (1909); 16 (1918).

Beobachtungen an manchen Raubinsekten machen das Vorhandensein eines Entfernungssehens wahrscheinlich. Da den Komplexaugen die Fähigkeit der Akkomodation abgeht (weder die Brechkraft des optischen Apparats noch die Entfernung zwischen ihm und den rezipierenden Stellen läßt sich ändern), ist ein Entfernungssehen auf diesem Wege unmöglich. Dagegen findet eine Entfernungslokalisation durch binoculares Sehen statt, obwohl die Sehfelder der beiden Komplexaugen sich nur wenig decken und eine Beweglichkeit dieser Augen bei den Insekten fehlt. Versuche von BALDUS¹ zeigen, daß die einseitig geblendeten Libellenlarven der Gattung *Aeschna* (Hungertiere) sich gegenüber bewegter Beute anders verhalten als normale. Während diese ihren Fangapparat erst aus Reichweite (etwa 1 cm) vorschleudern und das Objekt ergreifen, schnappen die einseitig geblendeten Larven nach Gegenständen von der Größe einer Stubenfliege schon aus 5 cm Entfernung; größere Objekte (etwa 2×4 cm) lösen den Schnappreflex schon in 10–25 cm Entfernung aus, noch größere (9×12 cm) in 40–50 cm und solche von 30×40 cm in $1-1\frac{1}{2}$ m. Es sind also die des binocularen Sehens beraubten Tiere in der Entfernungsbemessung gestört; die scheinbare Größe des Objekts bedeutet für sie ein freilich oft trügerisches Ersatzmittel.

Über die Leistungen der Komplexaugen besitzen wir nur wenige Untersuchungen. WL. WAGNER² schließt aus der Art des An- und Abflugs bei Hummeln, daß bei 140–175 cm Entfernung ihr „Vermögen, Gegenstände mit der ihnen zugänglichen Deutlichkeit zu erblicken“, ein Ende hat (Sehgrenze), während die Entfernung, innerhalb deren sie nur große Gegenstände mit mehr oder weniger großer Deutlichkeit zu unterscheiden imstande sind, 10 m beträgt (Unterscheidungsgrenze). An dem Dekapodenkrebs *Galathea* stellte DOFLEIN³ fest, daß er bewegten äußeren Gegenständen (einem vorbeischwimmendem Fisch, einem vor dem Becken geschwenkten Handtuch) mit den langen Geißeln der äußeren Antennen folgt. Bei Reizung durch bewegte Kartonblättchen trat diese Reaktion noch ein: für ein Blättchen von 2 cm² in 40 cm Entfernung, für ein solches von 1 cm² in 25 cm Entfernung, für eines von $\frac{1}{2}$ cm² erst in 10 cm Entfernung. Ein weiterer Ausbau solcher Versuche würde noch viel Aufklärung bringen.

¹ BALDUS: Z. vergl. Physiol. **3**, 475–505 (1926).

² WAGNER, WL.: Zoologica **19**, H. 46, 63 u. 68f. (1907).

³ DOFLEIN: Festschr. R. HERTWIG **3**, 272ff. (1910).

Dioptrik des Auges. Refraktionsanomalien. Augenleuchten und Augenspiegel.

Von

GEORG GROETHUYSEN

München.

Mit 23 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

AUBERT, H.: Dioptrik des Auges. Handbuch der gesamten Augenheilkunde. Redigirt von GRAEFE und SAEMISCH 2, Kap. IX. Leipzig 1876. — BLAIR, C.: Errors of refraction and treatment; clinical pocket-book for practitioners and students. Bristol 1910. — BRÜCKNER, A.: Grundzüge der Brillenlehre 1. Die Brille und das ruhende Auge. Berlin 1924. — DIMMER, F.: Die Photographie des Augenhintergrundes. Wiesbaden 1907 — Der Augenspiegel und die ophthalmoskopische Diagnose, 3. Aufl. Leipzig u. Wien 1921. — DONDEES, F. C.: Die Anomalien der Refraction und Accommodation des Auges. 2. Abdr. Wien 1888. — ELSCHNIG, A.: Die Funktionsprüfung des Auges, 3. Aufl. Leipzig u. Wien 1923. — FREYTAG, G.: Die Brechungsindices der Linse und der flüssigen Augenmedien des Menschen und der höheren Tiere in den verschiedenen Lebensaltern in vergleichenden Untersuchungen. Wiesbaden 1908. — FROMAGET, C. u. H. C. B. BICHELOU: Précis clinique et thérapeutique de l'examen fonctionnel de l'oeil et anomalies de la réfraction. Paris 1911. — GLEICHEN, A.: Einführung in die medizinische Optik. Leipzig 1904. — GULLSTRAND, A.: Zusätze zu Helmholtz' Handb. der physiologischen Optik, 3. Aufl., 1. Hamburg u. Leipzig 1909. — Einführung in die Methoden der Dioptrik des Auges des Menschen. Leipzig 1911. — HARTRIDGE, G.: Refraction of eye. 5. Aufl. London 1911. — HEGENER, C. A.: Refraktion, Sehschärfe, Akkommodation und Refraktionsanomalien. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden. Herausgegeben von ABDERHALDEN, Abt. V, T. 6, H. 4. Berlin 1924. — HELMHOLTZ, H.: Handb. der physiologischen Optik. Leipzig 1867. — HENKER, O.: Einführung in die Brillenlehre. Jena 1921. — HESS, C.: Die Refraktion und Akkommodation des menschlichen Auges und ihre Anomalien. Handb. der gesamten Augenheilkunde. Begründet von GRAEFE u. SAEMISCH, 3. Aufl. Leipzig 1910. — LANDOLT, E.: Die Untersuchungsmethoden 1. Unter Mitwirkung von F. LANGENHAN. Ebenda. Begründet von GRAEFE u. SAEMISCH, 3. Aufl. Berlin 1920. — MATTHIESSEN, L.: Grundriß der Dioptrik geschichteter Linsensysteme. Mathematische Einleitung in die Dioptrik des menschlichen Auges. Leipzig 1877. — MAUTHNER, L.: Vorlesungen über die optischen Fehler des Auges. Wien 1876. — PARKER, H. C.: Refraction of eye. Philadelphia u. London 1908. — ROHR, M. v.: Das Auge und die Brille, 2. Aufl. Leipzig 1918 — Die Brille als optisches Instrument, 3. Aufl. Berlin 1911 — Der Strahlengang im Auge und in medizinisch-optischen Instrumenten. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden. Herausgegeben von ABDERHALDEN, Abt. V, T. 6, H. 4. Berlin 1924. — STADFELDT, A.: Optisk Indledning til Studiet af Ojets Dioptrik. Kopenhagen u. Kristiania 1904. — STEIGER, A.: Die Entstehung der sphärischen Refractionen des menschlichen Auges. Berlin 1913. — THORINGTON, J.: Refraction and how to refract; sections on optics, retinoscopy, fitting of spectacles etc. 5. Aufl. Philadelphia 1910.

I. Dioptrik des Auges.

Das Auge des Menschen besteht aus einem zusammengesetzten optischen System. Die Teilsysteme sind die Hornhaut und die Linse; beide werden durch das Kammerwasser voneinander getrennt. Als erstes oder vorderes Medium

des zusammengesetzten Systems ist die vor dem Auge befindliche Luft zu berücksichtigen, während der zwischen der Hinterfläche der Linse und der lichtempfindlichen Netzhaut gelegene Glaskörper das letzte Medium des Systems bildet. Man hat demnach in der Richtung des in das Auge einfallenden Lichtes vier Trennungsflächen zu unterscheiden (vordere und hintere Fläche der Hornhaut, vordere und hintere Fläche der Linse) sowie fünf Medien zu berücksichtigen (Luft, Hornhaut, Kammerwasser, Linse und Glaskörper). Um den Weg kennenzulernen, den ein Lichtstrahl beim Durchgehen durch das Auge einschlägt, müssen die Krümmungsradien der brechenden Flächen, die Brechungsindizes der Medien sowie die Lage der brechenden Flächen zueinander bekannt sein. Dann lassen sich mit Hilfe der Gesetze der geometrischen Optik die Kardinalpunkte des Auges berechnen oder durch Konstruktion ermitteln und damit die Lage und Größe der durch das Auge entworfenen Bilder bestimmen.

Im folgenden Abschnitte sollen diejenigen mathematischen Formeln und Gesetze der geometrischen Optik kurz besprochen werden, welche bei den späteren Berechnungen und Konstruktionen verwendet werden. Auf eine Ableitung der Formeln ist verzichtet worden; sie findet sich in den größeren Handbüchern der Physik und auch in den meisten in dem beigegebenen Literaturverzeichnis angeführten speziellen Lehrbüchern.

1. Die Grundgesetze der geometrischen Optik und die Konstruktion des gebrochenen Strahles.

Die einfachste Konstruktion, um zu jedem auf eine beliebige brechende Fläche einfallenden Strahl den zugehörigen gebrochenen Strahl zu finden, wenn das Einfallslot des in Betracht kommenden Flächenelementes und der Brechungsindex der beiden die Fläche begrenzenden Medien gegeben sind, beruht auf dem Brechungsgesetz, nach welchem sich der Sinus des Einfallswinkels zum Sinus des Brechungswinkels verhält wie der Brechungsindex des zweiten Mediums zum Brechungsindex des ersten Mediums:

$$\sin \alpha : \sin \beta = n_{11} : n_1. \quad (1)$$

Es sei in Abb. 56 $S'S'$ eine brechende Kugelfläche, welche die Medien mit dem Brechungsindex n_1 und n_{11} voneinander trennt; n_{11} sei größer als n_1 (z. B. Übergang eines Strahles aus der Luft in die Hornhaut). AB sei ein beliebiger einfallender Strahl, der die Kugelfläche in B treffen möge. Man errichte in B das Einfallslot, das hier durch den verlängerten Radius CB der Kugelfläche gebildet wird und beschreibe in der aus Abb. 56 ersichtlichen Weise um B als Mittelpunkt zwei Kreisbogen, deren Radien sich wie $n_1 : n_{11}$ (z. B. wie 3:4) verhalten. Von dem Schnittpunkt G , den der einfallende Strahl mit dem kleineren Kreisbogen bildet, ziehe man eine zum Einfallslot parallele Linie bis zum Schnittpunkt D mit dem größeren Kreisbogen. Die Verbindungslinie DB gibt dann die Richtung des gebrochenen Strahles an; man braucht also nur DB über B hinaus zu verlängern, um den zu AB gehörenden gebrochenen Strahl BG zu erhalten.

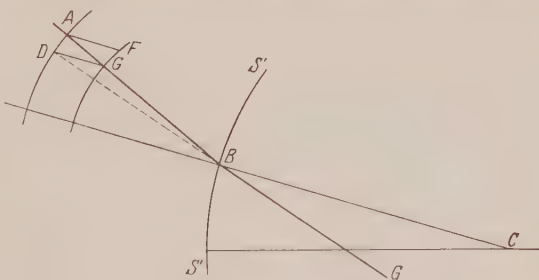


Abb. 56.
Konstruktion des durch eine Kugelfläche gebrochenen Strahles.

Ist in einem anderen Fall n_1 größer als n_{11} (z. B. beim Austreten eines Strahles aus der Hornhaut in die Vorderkammer), so ist vom Schnittpunkt A des größeren Kreisbogens eine zum Einfallslot parallele Linie nach F zu ziehen und FB über B hinaus zu verlängern (in Abb. 56 ist FB nicht gezeichnet).

Die hier besprochene Konstruktion hat den Vorteil, daß sie für jede beliebige brechende Fläche und jeden beliebigen einfallenden Strahl gültig ist; sie eignet sich in letzterer Hinsicht besonders für solche Strahlen, die unter einem großen Einfallswinkel auffallen, wie dieses z. B. bei den das periphere Gesichtsfeld bildenden Strahlen der Fall ist. Dagegen

läßt sich die Konstruktion für Strahlen, die nahezu senkrecht auf die brechende Fläche treffen, infolge der geringen Ablenkung, die dann der gebrochene Strahl erfährt, praktisch nicht mit genügender Genauigkeit ausführen; dieses gilt vor allem hinsichtlich der innerhalb des Auges gelegenen brechenden Flächen, welche Medien voneinander trennen, deren Brechungsindizes nur wenig voneinander verschieden sind und welche schon deshalb nur eine geringe Richtungsänderung des gebrochenen Strahles bewirken.

Im Gegensatz zu der eben beschriebenen allgemein gültigen Konstruktion haben die nun zu besprechenden Gesetze der geometrischen Optik bestimmte Voraussetzungen für ihre Anwendbarkeit zur Bedingung. Sie gelten nur für solche Strahlen, die mit der optischen Achse (siehe unten) unendlich kleine Winkel bilden und nahezu senkrecht auf die brechende Fläche auf fallen. Man bezeichnet solche Strahlen als *Nullstrahlen*; das aus diesen gebildete Strahlenbündel ist unendlich dünn. Nimmt man des weiteren an, daß das Bündel nur aus Strahlen besteht, die in einer Ebene liegen, so hat man es mit sog. *Elementarbündeln* zu tun. Nur von solchen, in der Zeichnungsebene gelegenen, Elementarbündeln wird, wenn nicht anders bemerkt ist, die Rede sein.

Bei der Kombination mehrerer brechender Flächen wird des weiteren zur Bedingung gemacht, daß das System *zentriert* ist, d. h. die brechenden Flächen müssen Kugelflächen sein und ihre Krümmungsmittelpunkte in einer geraden Linie liegen, die als *optische Achse* des Systems bezeichnet wird.

Bei optischen Apparaten ist die Zentrierung eines Systems eine selbstverständliche Forderung; ebenso kann durch Abblendung mit einer Blende das abbildende Strahlenbündel so eng begrenzt werden, daß praktisch nur Nullstrahlen durchgelassen werden. Beim menschlichen Auge sind diese Bedingungen nicht im entferntesten erfüllt; z. B. ist die Pupille im Verhältnis zu der Wölbung der Hornhaut viel zu weit, um schon von einem in der optischen Achse gelegenen Objektpunkt nur Nullstrahlen durchtreten zu lassen. Wenn trotzdem die Gesetze der geometrischen Optik auf das Auge angewendet werden, so geschieht dieses in der Erkenntnis, daß nur auf diese Weise eine allgemeine Vorstellung von dessen optischen Eigenschaften gewonnen werden kann. Man benutzt hierzu statt des wirklichen Auges ein *schematisches Auge*, d. h. ein zentriertes optisches System, welches die Voraussetzungen für die Anwendbarkeit der Formeln erfüllt und dabei den dioptrischen Verhältnissen des wirklichen Auges möglichst nahekommt.

Betreffs der Vorzeichen, welche in den Formeln angewendet werden, ist folgendes zu berücksichtigen: Es wird stets angenommen, daß das Licht von links kommt und sich nach rechts bewegt. Die Abbildungen sind sämtlich so gezeichnet, daß dieser Vereinbarung genügt wird. Alle Strecken, die von einem Punkte aus in der Bewegungsrichtung des Lichtes, also nach rechts gerechnet werden, sind positiv, dagegen haben alle Strecken, die der Lichtrichtung entgegengesetzt, d. h. von rechts nach links gemessen werden, ein negatives Vorzeichen. Bei einer brechenden Kugelfläche werden die einzelnen Strecken fast ausschließlich vom Scheitel aus gerechnet, so daß die Abstände aller Punkte, die links von der Kugelfläche liegen, ein negatives Vorzeichen bekommen, während alle auf der rechten Seite gelegenen Entfernungen positiv zu rechnen sind. Der Krümmungsradius einer Kugelfläche ist positiv, wenn diese ihre Konvexität dem einfallenden Licht zukehrt, also der Krümmungsmittelpunkt rechts von der brechenden Fläche liegt, negativ dagegen, wenn das Licht auf die konkave Seite der Kugelfläche auffällt, der Krümmungsmittelpunkt somit auf der linken Seite gelegen ist (Hinterfläche der Linse im Auge).

Brechung des Lichtes an einer Kugelfläche. Das einfachste optische System besteht aus einer Kugelfläche $S'S'$, die zwei Medien mit dem Brechungsindex n_1 bzw. n_{11} voneinander trennt (vgl. Abb. 57); n_{11} sei zunächst wieder größer als n_1 ; r ist positiv (z. B. Vorderfläche der Hornhaut).

Von sämtlichen Strahlen, die von dem vor der brechenden Kugelfläche gelegenen leuchtenden Punkt P ausgehen, geht nur der Strahl ungebrochen durch die Kugelfläche hindurch, der nach dem Krümmungsmittelpunkt C gerichtet ist und deshalb senkrecht auf die brechende Fläche auffällt. Dieser Strahl werde als optische Achse der Kugelfläche genommen und der Schnittpunkt S der optischen Achse mit der Kugelfläche als Scheitel oder Hauptpunkt des Systems bezeichnet. Alle übrigen von P ausgehenden Strahlen werden an der Kugelfläche aus ihrer Richtung abgelenkt und vereinigen sich in einem ebenfalls in der optischen Achse gelegenen Punkt Q . Q ist der Bildpunkt von P . P und Q bezeichnet man wegen der Umkehrbarkeit des Strahlenganges als konjugierte Punkte. Setzt man für den Objektstand $PS = a$ und für den Bildabstand $SQ = b$, so lautet die *allgemeine Abbildungsformel*

$$\frac{n_{11}}{b} = \frac{n_1}{a} + \frac{n_{11} - n_1}{r}. \quad (2)$$

Die Gleichung besagt: Der reziproke Wert des durch den zugehörigen Brechungsindex dividierte Bildabstandes ist gleich dem reziproken Wert des durch den zugehörigen Brechungs-

index dividierten Objektabstandes vermehrt um einen Betrag, der nur von den optischen Eigenschaften des brechenden Systems abhängig ist.

Daraus läßt sich, wenn n_1 , n_{11} und r bekannt sind, zu jedem in einer gegebenen Entfernung a in der optischen Achse gelegenen Punkt die Lage des zugehörigen Bildpunktes berechnen. a ist im vorliegenden Fall negativ, da P links von S liegt.

Ein spezieller Fall liegt dann vor, wenn sich P in unendlicher Entfernung vor der Kugelfläche befindet und die von P ausgehenden Strahlen somit parallel mit der optischen Achse auf die Kugelfläche auffallen. Den zugehörigen Bildpunkt Q bezeichnet man in diesem Fall als zweiten oder hinteren Brennpunkt F_{11} der Kugelfläche und sein Abstand vom Scheitel ist die zweite oder hintere Brennweite f_{11} . Die Gleichung (2) lautet dann unter Berücksichtigung, daß a unendlich und deshalb $\frac{n_1}{a} = 0$ ist und daß an Stelle von b jetzt f_{11} zu setzen ist,

$$f_{11} = \frac{n_{11} r}{n_{11} - n_1}. \quad (3a)$$

P kann ferner so nahe an die brechende Fläche heranrücken, daß die von P aus divergent auf die Kugelfläche auffallenden Strahlen nach der Brechung im zweiten Medium zur optischen Achse parallel verlaufen. In diesem Fall liegt der Bildpunkt im Unendlichen und der zugehörige Objektpunkt fällt mit dem ersten oder vorderen Brennpunkt F_1 des Systems zusammen; sein Abstand vom Scheitel der Kugelfläche ist die erste oder vordere Brennweite f_1 . Dementsprechend lautet die Formel:

$$f_1 = - \frac{n_1 r}{n_{11} - n_1}. \quad (3b)$$

Zwischen den beiden Brennweiten und den durch die Kugelfläche getrennten Medien mit dem Brechungsindex n_1 und n_{11} besteht die wichtige Beziehung

$$\frac{f_1}{f_{11}} = - \frac{n_1}{n_{11}}, \quad (4)$$

d. h. die Brennpunkte liegen stets auf entgegengesetzten Seiten der brechenden Fläche und die Brennweiten verhalten sich wie die Indices der zugehörigen Medien.

In der folgenden Formel ist ausnahmsweise wegen der leichteren Übersichtlichkeit den beiden Brennweiten das gleiche Vorzeichen gegeben, da es sich um den Vergleich absoluter Größen handelt:

$$r = f_{11} - f_1. \quad (5)$$

Die Formel besagt, daß der vordere Brennpunkt dem absoluten Wert nach ebenso weit vor dem Scheitel der Kugelfläche liegt, wie der hintere Brennpunkt hinter dem Krümmungsmittelpunkt, d. h. $SF_1 = CF_{11}$ (Abb. 57).

Die Brechkraft eines optischen Systems läßt sich durch die Brennweite ausdrücken. Nun hat man aber, wie eben gezeigt wurde, bei einer brechenden Kugelfläche zwei verschieden große Brennweiten, die sich zueinander verhalten wie die zugehörigen Brechungsindices. Um trotzdem die Brechkraft durch die Brennweite einheitlich bezeichnen zu können, dividiert man letztere durch den zugehörigen Brechungsindex und erhält durch den auf diese Weise gebildeten Quotienten stets für die vordere und hintere Brennweite den gleichen Wert. Dieses ergibt sich ohne weiteres aus Gleichung (4), wenn man folgende Umformung vornimmt:

$$- \frac{f_1}{n_1} = \frac{f_{11}}{n_{11}}. \quad (6)$$

Ist das eine der beiden Medien Luft ($n = 1$), so wird auf diese Weise jede in einem anderen beliebigen Medium gemessene Brennweite einer in Luft gemessenen Brennweite gleichgemacht, oder wie man sich ausdrückt, auf Luft reduziert. Aber auch wenn keines der beiden die Kugelflächen begrenzenden Medien Luft ist, müssen die Brennweiten durch den zugehörigen Index dividiert, d. h. auf Luft reduziert werden, weil man nur auf diese Weise Werte erhält, die miteinander vergleichbar sind und gegenseitig in Rechnung gebracht werden können.

Die Brechkraft eines Systems ist also der reduzierten Brennweite umgekehrt proportional.

In der Ophthalmologie pflegt man die Brechkraft eines Systems in Dioptrien auszudrücken und nimmt als Einheit der Brechkraft eine von Luft umgebene Linse, deren Brennweite 1 m beträgt. Eine solche Linse hat eine Brechkraft von einer Dioptrie. Beträgt bei einer anderen Linse die in Luft gemessene Brennweite 0,5 m, dann hat diese Linse eine

Brechkraft von 2 Dioptrien. Zwischen der Brennweite und der Dioptrienzahl besteht somit für Linsen, die sich in Luft befinden, die Beziehung

$$D = \frac{1}{f},$$

wo f in Metern gemessen werden muß.

Auch die Bezeichnung der Brechkraft in Dioptrien läßt sich einheitlich, d. h. ohne Rücksicht auf die das System begrenzenden Medien und die damit zusammenhängenden verschiedenen Brennweiten durchführen, wenn man die Brennweiten auf Luft reduziert, d. h. durch den zugehörigen Brechungsindex dividiert. Die erweiterte Definition der Dioptrie lautet dann: *Die Dioptrie ist die Einheit des reziproken Wertes einer durch Division mit dem betreffenden Brechungsindex reduzierten, in Metern gemessenen Haupt- oder Konjugatbrennweite* (GULLSTRAND):¹

$$D = -\frac{n_1}{f_1} = \frac{n_{11}}{f_{11}} = \frac{n_1 - n_1}{r}. \quad (7)$$

Mit Hilfe dieser Formel wird die Brechkraft einer Kugelfläche in Dioptrien berechnet.

Die Dioptrienrechnung läßt sich auf die allgemeine Abbildungsgleichung (2) anwenden, wenn a und b in Metern gemessen werden; denn sowohl $\frac{n_1}{a}$ wie $\frac{n_{11}}{b}$ sind die reziproken Werte der auf Luft reduzierten Objekt- bzw. Bildabstände. GULLSTRAND², dem diese erweiterte Anwendung der Dioptrienrechnung zu verdanken ist, setzt $\frac{n_1}{a} = A$ (reduzierte Konvergenz des einfallenden Strahlenbündels) und $\frac{n_{11}}{b} = B$ (reduzierte Konvergenz des gebrochenen Strahlenbündels), so daß die Gleichung die Form erhält:

$$B = A + D. \quad (8)$$

Die Formel besagt (wobei der für Gleichung (2) gegebene Wortlaut zu berücksichtigen ist): Die reduzierte Konvergenz des gebrochenen Strahlenbündels ist gleich der reduzierten Konvergenz des einfallenden Strahlenbündels vermehrt um den Betrag der Brechkraft des Systems. D ist negativ, wenn es sich um ein zerstreues System handelt (z. B. Hinterfläche der Hornhaut).

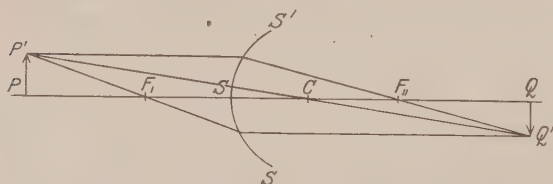


Abb. 57. Konstruktion des durch eine brechende Kugelfläche entworfenen Bildes.

Zusammenfassend sei nochmals betont, daß für die Anwendung der Dioptrienrechnung sämtliche Strecken in Metern gemessen und (außer den Krümmungsradien) durch den zugehörigen Brechungsindex dividiert werden müssen.

Mit Hilfe der bisher besprochenen Gesetze läßt sich zu jedem nahe der optischen Achse gelegenen, d. h. paraxialen Objektpunkt P' der durch eine brechende Kugelfläche entworfene zugehörige Bildpunkt Q' durch Konstruktion finden, wann n_1 , n_{11} und r gegeben sind (Abb. 57).

Ein Strahl, der im ersten Medium von P' aus parallel zur Achse verläuft, geht nach der Brechung an der Kugelfläche im zweiten Medium durch den zweiten Brennpunkt F_{11} . Ein weiterer Strahl, der von P' aus durch den ersten Brennpunkt F_1 geht, verläuft nach der Brechung im zweiten Medium parallel zur optischen Achse. Der Schnittpunkt beider Strahlen ist der zu P' konjugierte Bildpunkt Q' . (Aus später ersichtlichen Gründen wäre es der Einheitlichkeit halber zweckmäßiger, die Richtungsänderung der gebrochenen Strahlen nicht an der brechenden Fläche selbst erfolgen zu lassen, sondern an einer im Scheitel der Kugelfläche senkrecht zur optischen Achse errichteten Ebene, die als Hauptebene bezeichnet wird. Da bei der Abbildung nur Nullstrahlen wirksam sind, d. h. Strahlen, die nahezu senkrecht auffallen, ist es ohne weiteres gestattet, den sehr kleinen für die Abbildung wirksamen Teil der Kugelfläche durch eine Ebene zu ersetzen. Vgl. die Konstruktion des reduzierten Auges S. 93.)

Es genügt stets, den Schnittpunkt zweier von einem Objektpunkt ausgehender Strahlen zu ermitteln, um den Bildpunkt zu erhalten. Verlaufen die gebrochenen Strahlen wie in unserem

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. Physiol. Optik, 3. Aufl., 1. Zusätze von A. GULLSTRAND, S. 246. Hamburg u. Leipzig 1909.

² GULLSTRAND, A.: Über die Bedeutung der Dioptrie. Arch. f. Ophthalm. 49, 46. 1900.

Beispiel im zweiten Medium konvergent, so daß sie sich wirklich schneiden, so ist der Bildpunkt reell; wenn dagegen die Strahlen nach der Brechung divergent verlaufen, so daß sie sich nur in ihrer rückwärtigen Verlängerung schneiden (z. B. in Abb. 63), dann bezeichnet man den Bildpunkt als virtuell. Letzteres tritt z. B. dann ein, wenn bei positivem r n_1 größer als n_{11} ist (Übergang eines Strahles aus der Hornhaut in das Kammerwasser.)

Für gewöhnlich ist noch der Weg eines dritten Strahles bekannt. Es ist dieses der von P' nach dem Mittelpunkt C der Kugelfläche gerichtete Strahl; dieser trifft senkrecht auf die brechende Fläche und geht deshalb ohne abgelenkt zu werden durch C nach Q' . Ist P' der Endpunkt eines auf der Achse senkrecht stehenden Objektes PP' , dann ist QQ' das zu PP' zugehörige Bild, da senkrecht zur Achse gelegene Ebenen in wieder zur Achse senkrecht gelegenen Ebenen abgebildet werden.

Man bezeichnet die Größe des Objektes mit α und die des Bildes mit β . Betreffs der Vorzeichen besteht hier die Vereinbarung, daß α und ebenso β positiv gerechnet werden, wenn Objekt bzw. Bild nach oben von der Achse gelegen sind, dagegen negativ, wenn diese nach unten von der Achse liegen. Daraus folgt, daß bei gleichen Vorzeichen für α und β das Bild aufrecht, bei entgegengesetzten Vorzeichen umgekehrt ist.

In den bisher besprochenen Formeln wurden Objekt- und Bildabstand vom Scheitel der brechenden Fläche gemessen. Für manche Berechnungen ist es einfacher, diese Abstände vom Mittelpunkt der Kugelfläche zu rechnen. Man bezeichnet in diesem Fall den Objektabstand CP mit g_1 und den Bildabstand CQ mit g_{11} . Es läßt sich z. B. dann in einfacher Weise die Größe des durch eine brechende Kugelfläche entworfenen Bildes finden, wie sich aus Abb. 57 ergibt. Es verhält sich die Bildgröße zur Objektgröße wie ihre Abstände vom Krümmungsmittelpunkt

$$\frac{\beta}{\alpha} = - \frac{g_{11}}{g_1}. \quad (9)$$

Das Verhältnis zwischen Bildgröße und Objektgröße wird als Lateralvergrößerung bezeichnet.

Für die Dioptrienrechnung werden die Abstände auf den Scheitel der Kugelfläche bezogen; durch Umrechnung ergibt sich die Formel

$$\alpha A = \beta B. \quad (10)$$

Schließlich möge noch die NEWTONSche Formel angeführt werden, in welcher der Objektabstand vom vorderen Brennpunkt und der Bildabstand vom hinteren Brennpunkt gerechnet wird. Ersterer wird mit l_1 , letzterer mit l_{11} bezeichnet:

$$l_1 l_{11} = f_1 f_{11}. \quad (11)$$

Diese Brennpunktsgleichung lautet in Worten: Das Produkt der Abstände eines beliebigen Paares konjugierter Punkte von den entsprechenden Brennpunkten ist gleich dem Produkt der Brennweiten.

Aus den bisher besprochenen Gesetzen der geometrischen Optik folgt, daß die Brechkraft einer Kugelfläche und die Größe der von ihr entworfenen Bilder berechnet werden kann, wenn der Krümmungsradius der Kugelfläche und die Brechungsindices der beiden die Flächen begrenzenden Medien bekannt sind. Da der Brechungsindex der Luft $= 1$ ist, genügt z. B. für die Bestimmung der optischen Eigenschaften der Hornhautvorderfläche die Kenntnis ihres Krümmungsradius und des Brechungsindex der Hornhautsubstanz.

Brechung an einem System, das aus zwei Kugelflächen besteht (Hornhaut, Linse). Um die Brechkraft eines aus zwei Kugelflächen zusammengesetzten optischen Systems zu berechnen, muß außer der Brechkraft der Einzelsysteme noch die Dicke des Systems bekannt sein. Es genügt nicht, die in Dioptrien ausgedrückte Brechkraft zweier Kugelflächen zu addieren, um die Gesamtbrechkraft des Systems zu erhalten, sondern es muß noch der Abstand zwischen den beiden Scheitelpunkten der Kugelflächen mit in Rechnung gezogen werden. Letzterer wird mit d bezeichnet und ist stets positiv. Die Dioptrienrechnung erfordert wieder, daß auch d in Metern gemessen und auf Luft reduziert wird; dieses geschieht wieder durch Division mit dem zugehörigen Brechungsindex, d. h. bei zwei Kugelflächen mit dem Index desjenigen Mediums, aus dem das System besteht. Den reduzierten Abstand bezeichnet man mit δ , so daß zwischen dem reduzierten Abstand und wirklichen Abstand die Beziehung entsteht:

$$\delta = \frac{d}{n}. \quad (12)$$

Bezeichnet man mit D_{12} die zu berechnende Brechkraft des zusammengesetzten Systems und mit D_1 bzw. D_{11} die Brechkraft der beiden Kugelflächen, so gilt die Beziehung:

$$D_{12} = D_1 + D_{11} - \delta D_1 D_{11}. \quad (13)$$

Es wird also von der Summe der Brechkräfte der Einzelsysteme ein Betrag abgezogen, der sich aus dem Produkt der reduzierten Dicke des Systems und den Brechkraften der beiden Kugelflächen zusammensetzt. Da δ in Metern ausgedrückt wird, ist dieser Betrag häufig so klein, daß er praktisch vernachlässigt werden kann, in anderen Fällen kann er wieder von Bedeutung sein (so z. B. wenn d den Abstand des Brillenglases vom Auge bezeichnet). Ist D_1 oder D_{11} negativ, so wird das letzte Glied der Formel positiv und stellt einen Zuwachs der Brechkraft für das Gesamtsystem dar.

Aus dem für D_{12} gefundenen Wert lassen sich die Brennweiten in einfacher Weise nach (6b) wie für ein Einzelsystem berechnen. Es ist nur dabei zu beachten, daß für n_1 der Brechungsindex des ersten und für n_{11} der Brechungsindex des letzten Mediums zu setzen ist.

In jedem zusammengesetzten System werden die Brennweiten nicht von einem Punkt aus gerechnet, sondern von zwei verschiedenen Punkten, die man als die beiden Hauptpunkte, H_1 und H_{11} des Systems bezeichnet. Diese fallen im allgemeinen nicht mit den Scheitelpunkten der Kugelflächen zusammen, sondern sie liegen gewöhnlich innerhalb oder außerhalb des Systems und ihre Lage muß erst durch Berechnung oder durch Konstruktion gefunden werden. Die Berechnung der Lage der Hauptpunkte läßt sich am einfachsten mit Hilfe der Dioptrienrechnung ausführen.

Man bezeichnet mit h_1 den Abstand des ersten Hauptpunktes vom Scheitel der ersten Kugelfläche und mit h_{11} den Abstand des zweiten Hauptpunktes vom Scheitel der zweiten Kugelfläche. h_1 und h_{11} müssen auf Luft reduziert werden, und zwar wird h_1 durch den Index des ersten Mediums n_1 , und h_{11} durch den Index des letzten Mediums n_{11} dividiert. Die reduzierten Abstände werden mit H_{12}^1 und H_{12}^{11} bezeichnet.

Es ist also

$$H_{12}^1 = \frac{h_1}{n_1} \quad \text{und} \quad H_{12}^{11} = \frac{h_{11}}{n_{11}}.$$

H_{12}^1 und H_{12}^{11} findet man mit Hilfe der Formeln

$$H_{12}^1 = \frac{\delta D_{11}}{D_{12}} \quad H_{12}^{11} = -\frac{\delta D_1}{D_{12}}. \quad (14)$$

Aus den reduzierten Abständen erhält man wieder die für die geometrische Konstruktion notwendigen wirklichen Abstände h_1 und h_{11} , indem, wie sich aus (14) ergibt, H_{12}^1 mit n_1 und H_{12}^{11} mit n_{11} multipliziert wird, d. h. die für die Dioptrienrechnung notwendig gewesene Reduktion muß wieder rückgängig gemacht werden. Das aus der Rechnung sich ergebende Vorzeichen gibt an, ob die Abstände von den zugehörigen Scheitelpunkten nach links oder nach rechts abzutragen sind. Es kann dabei vorkommen (wie bei der Hornhaut), daß der zweite Hauptpunkt links von dem ersten Hauptpunkt zu liegen kommt.

Die erste Brennweite wird stets vom ersten Hauptpunkt H_1 , die zweite Brennweite vom zweiten Hauptpunkt H_{11} gerechnet. Darin liegt die Bedeutung der Hauptpunkte für die Konstruktion des gebrochenen Strahles, da erst, wenn ihre Lage bekannt ist, die Brennweiten auf der optischen Achse abgetragen werden können.

Ebenso wie die Brennweiten, werden auch Objekt- und Bildpunktsabstand von den Hauptpunkten aus gerechnet, und zwar bedeutet a den Abstand des Objektpunktes vom ersten Hauptpunkt und b den Bildpunktabstand vom zweiten Hauptpunkt.

Betreffs der Bedeutung der Hauptpunkte und der in den Hauptpunkten zur Achse senkrecht errichteten Hauptebenen für die Konstruktion des gebrochenen Strahles sei auf den folgenden Abschnitt verwiesen, der die allgemeinste Form der Abbildungsgesetze enthält.

Brechung an einem System, das aus mehr wie zwei Kugelflächen zusammengesetzt ist (das schematische Auge.) Um die Kardinalpunkte für ein System zu finden, das sich aus mehr wie zwei brechenden Flächen zusammensetzt, wie dieses z. B. beim schematischen Auge der Fall ist, werden am zweckmäßigsten jeweils zwei Kugelflächen in der angegebenen Weise zu einem System zusammengefaßt. Man erhält dadurch die Brechkraft von Teilsystemen, von denen mindestens schon eines ein zusammengesetztes System ist und daher zwei Hauptpunkte besitzt. Es soll als Beispiel noch gezeigt werden, wie zwei zusammengesetzte Teilsysteme, von denen jedes zwei Hauptpunkte besitzt, zu einem Gesamtsystem vereinigt werden.

Sämtliche bisher angegebenen Sätze und Formeln behalten ihre Gültigkeit, wenn folgendes berücksichtigt wird: In der Formel $D_{12} = D_1 + D_{11} - \delta DD$ bedeutet δ den reduzierten Abstand des zweiten Hauptpunktes des ersten Systems (Hornhaut) vom ersten Hauptpunkt des zweiten Systems (Linse). Der zu d gehörende Brechungsindex ist der Index desjenigen Mediums, welches die beiden Teilsysteme tatsächlich trennt, d. h. ohne Rücksicht auf die Lage der Hauptpunkte der Teilsysteme. (Im schematischen Auge muß d durch den Brechungsindex des Kammerwassers dividiert werden.)

H_{12}^1 bedeutet den reduzierten Abstand des ersten Hauptpunktes des ganzen Systems vom ersten Hauptpunkt des ersten Systems und H_{12}^{11} den reduzierten Abstand des zweiten

Hauptpunktes des ganzen Systems vom zweiten Hauptpunkt des zweiten Systems. Zu H_{12}^1 gehört immer der Brechungsindex des ersten Mediums (Luft), zu H_{12}^{11} der Brechungsindex des letzten Mediums (Glaskörper).

Ebenso bedeutet n_1 den Brechungsindex des ersten und n_{11} den Brechungsindex des letzten Mediums.

Die vordere Brennweite des zusammengesetzten Systems wird ebenso wie der Objekt-Abstand von H_{12}^1 , die hintere Brennweite und der Bildabstand werden von H_{12}^{11} aus auf der optischen Achse aufgetragen.

Die im ersten bzw. im zweiten Hauptpunkt senkrecht zur Achse errichteten Ebenen bezeichnet man als erste bzw. zweite Hauptebe. Die *Hauptebenen* sind dadurch charakterisiert, daß in ihnen Objekt und Bild gleich groß und gleich gerichtet sind. Man kann nämlich in jedem optischen System eine solche Lage für den Gegenstand finden, daß das zugehörige Bild aufrecht und gleich groß ist; dabei können sowohl Gegenstand wie Bild reell oder virtuell sein.

Die im ersten bzw. zweiten Brennpunkt senkrecht zur Achse errichteten Ebenen heißen die *erste bzw. zweite Brennebene*. Alle Strahlen, die von einem Punkt einer der Brennebenen ausgehen, verlaufen nach der letzten Brechung zueinander parallel. Diese Eigenschaften der Hauptebenen und Brennebenen ermöglichen es unter der Voraussetzung, daß ihre Lage gegeben ist, die durch jedes optische System entworfenen Bilder in einfacher Weise zu konstruieren.

Es sei in Abb. 58 P' wieder ein achsennaher Objektpunkt. Man ziehe von P' aus eine zur Achse parallele Linie bis zum Schnittpunkt D mit der zweiten Hauptebe und verbinde D mit F_{11} . Ferner lege man von P' aus eine Linie durch F_1 bis zum Schnittpunkt D' mit der ersten Hauptebe und von D' aus eine zur Achse parallele Linie. Der Schnittpunkt beider Linien ist der gesuchte Bildpunkt Q' .

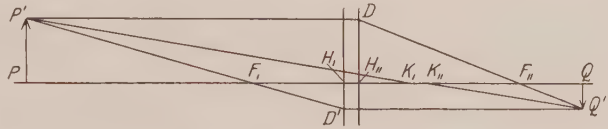


Abb. 58. Konstruktion des durch ein zusammengesetztes optisches System entworfenen Bildes.

Es bleibt nur noch übrig, denjenigen Strahl aufzusuchen, der, ohne seine im ersten Medium eingehaltene Richtung zu ändern, aus dem System austritt. Bei einer einzigen brechenden Kugelfläche kam diese Eigenschaft demjenigen Strahl zu, der von dem Objektpunkt nach dem Mittelpunkt der Kugelfläche gerichtet war. In einem zusammengesetzten System treten an Stelle des Mittelpunktes die beiden *Knotenpunkte* K_1 und K_{11} (LISTING¹): Ein im ersten Medium nach dem ersten Knotenpunkt gerichteter Strahl verläuft nach der Brechung im letzten Medium in der ursprünglichen Richtung weiter, jedoch so, als ob er vom zweiten Knotenpunkt käme (Abb. 58). Ein solcher Strahl erfährt also keine Ablenkung, sondern nur eine seitliche Verschiebung. Der Abstand zwischen den beiden Knotenpunkten ist immer gleich dem Abstand zwischen den beiden Hauptpunkten. Die Entfernung des zweiten Brennpunktes vom zweiten Knotenpunkt ist dem absoluten Wert nach gleich der ersten Hauptbrennweite ($F_{11}K_{11} = F_1H_1 = f_1$); ferner liegt der erste Brennpunkt dem absoluten Wert nach ebenso weit vor dem ersten Knotenpunkt wie der zweite Brennpunkt hinter dem zweiten Hauptpunkt ($FK_1 = H_{11}F_{11}$).

Ist die Lage der Knotenpunkte gegeben, so läßt sich unabhängig von den Hauptebenen, noch der Weg eines dritten Strahles im letzten Medium ermitteln, wenn man P' mit K_1 verbindet und von K_{11} aus eine zu PK_1 parallele Linie zieht. Diese geht ebenfalls durch Q' .

2. Die Krümmungsradien der brechenden Flächen.

Die Messung der Krümmungsradien der einzelnen brechenden Flächen am lebenden Auge wird dadurch ermöglicht, daß allgemein die Trennungsfäche zweier durchsichtiger Medien von verschiedener optischer Dichte nicht das gesamte auffallende Licht durchläßt, sondern einen Teil der Strahlen reflektiert und daher als Spiegel wirkt. Die Vorderfläche und Hinterfläche der Hornhaut, sowie die Vorderfläche der Linse sind Konvexspiegel, während die Hinterfläche der Linse einen Konkavspiegel darstellt. Von diesen Trennungsfächen kommt der Vorderfläche der Hornhaut bei weitem die größte Bedeutung zu, da durch

¹ LISTING, JOH. BEN.: Dioptrik des Auges. Rudolph Wagners Handwörterbuch d. Physiol. mit Rücksicht auf physiol. Pathologie 4, 464. Braunschweig 1853.

sie mehr wie $\frac{2}{3}$ der gesamten Brechkraft des Auges ausgeübt wird. Da deshalb schon kleine Änderungen dieser Fläche von der Norm, insbesondere Abweichungen von der Kugelgestalt zu beträchtlichen Sehstörungen führen können, ist die Untersuchung der Hornhautwölbung eine der wichtigsten klinischen Untersuchungsmethoden des Augenarztes geworden. Diese wird dadurch erleichtert, daß einmal das Spiegelbildchen der Vorderfläche der Hornhaut im Gegensatz zu denjenigen der übrigen Trennungsflächen sehr deutlich sichtbar ist, und daß zweitens für die Messungen Apparate zur Verfügung stehen, die eine exakte, rein mechanische Ablesung ermöglichen.

Demgegenüber ist die Untersuchung der Wölbung der übrigen Trennungsflächen in klinischer Hinsicht von untergeordneter Bedeutung. Die in dieser Richtung angestellten Messungen sind mit vielem Fleiß und mit scharfsinnig erdachten Methoden an einem genügend großen Material vorgenommen worden, um daraus Durchschnittswerte zur Berechnung des schematischen Auges zu erhalten.

Die Intensität A des an der Trennungsfläche zweier Medien reflektierten Strahles ist bei senkrechter Incidenz

$$A = \left(\frac{n_{11} - n_1}{n_{11} + n_1} \right)^2,$$

wenn mit n_1 und n_{11} die Brechungsindices der beiden die Spiegelfläche begrenzenden Medien verstanden wird (FRESNEL). Ist die Intensität des einfallenden Strahles gleich 1, so ist, wenn man mit TSCHERNING¹ den Brechungsindex der Hornhaut gleich 1,377, denjenigen des Kammerwassers und des Glaskörpers gleich 1,3365 und denjenigen der äußersten Schichten der Linse gleich 1,397 setzt, die Intensität des reflektierten Strahles

an der Vorderfläche	der Hornhaut	= 0,0251550
„ „ Hinterfläche	„ „	= 0,0002213
„ „ den Linsenflächen	„ „	= 0,0004885

Es geht somit durch Reflexion an den Trennungsflächen etwas über 2,5% des einfallenden Lichtes verloren. In dieser Hinsicht wäre, wie TSCHERNING betont, das Auge allen optischen Instrumenten überlegen, wenn nicht noch ein weiterer Lichtverlust durch Reflexion und Diffusion an den zelligen Elementen der Medien des Auges hinzukäme, der bei Glaslinsen wegfällt (HESS).

Im folgenden sollen die wichtigsten einschlägigen Untersuchungsmethoden und Berechnungen besprochen werden, wobei aus den oben angegebenen Gründen die Messung der Vorderfläche der Hornhaut in den Vordergrund der Betrachtungen gestellt wird.

Der Krümmungsradius einer Kugelfläche läßt sich durch die Größe des Spiegelbildes bestimmen, welches die spiegelnde Fläche von einem Gegenstand von bekannter Größe und bekannter Entfernung entwirft. Die Vorderfläche der Hornhaut ist ein Konvexspiegel; ein solcher entwirft ein virtuelles, aufrechtes und verkleinertes Bild. Die Größe des Spiegelbildes ist von der Größe des Krümmungsradius des Spiegels abhängig, und zwar ist das Bild um so kleiner, je kleiner der Krümmungsradius ist. Befindet sich der Gegenstand in genügend großer Entfernung, so liegt das Bild nahezu im Brennpunkt des Spiegels. Der Brennpunkt F eines Konvexspiegels ist virtuell und liegt in der Mitte zwischen Scheitel und Krümmungsmittelpunkt. Bezeichnet man die Brennweite mit f und den

Radius mit r , so ist also $f = \frac{r}{2}$.

Die geometrische Konstruktion des von einem Konvexspiegel entworfenen Bildes geschieht in folgender Weise (Abb. 59): PP' sei ein vor dem Spiegel befindlicher Gegenstand. Ein von P' aus parallel zur Achse auf den Spiegel auffallender Strahl wird so reflektiert, als ob er vom Brennpunkt F käme. Ein anderer Strahl, der von P' aus nach C gerichtet ist,

¹ TSCHERNING, M.: Beiträge zur Dioptrik des Auges. Z. Psychol. u. Physiol. **3**, 432 (1892).

trifft senkrecht auf den Spiegel und wird in sich selbst reflektiert. Der Schnittpunkt Q' der beiden verlängerten Strahlen ist das Bild von P' und die von Q' auf die Achse errichtete senkrechte Gerade QQ' das gesuchte Bild von PP' . Ferner ist noch der Weg desjenigen Strahles bekannt, der von P' nach dem Brennpunkt des Spiegels gerichtet ist; dieser wird parallel zur Achse reflektiert (in Abb. 59 nicht eingezeichnet).

Aus der Bildgröße läßt sich dann mit genügender Genauigkeit der Krümmungsradius nach der Formel berechnen

$$\frac{\alpha}{\beta} = \frac{a + r}{r} \quad \text{oder} \quad r = \frac{2a\beta}{\alpha - 2\beta},$$

wenn $PP' = \alpha$, $QQ' = \beta$, $PS = a$ gesetzt wird.

Das Hornhautbildchen liegt nahe hinter der Pupillarebene.

Während die Messung der Größe des von einem feststehenden Spiegel entworfenen Bildes mittels eines Maßstabes oder eines Zirkels vorgenommen wird, ist dieses hinsichtlich des Hornhautbildes nicht mit genügender Genauigkeit möglich, da seine beiden Ränder nicht zu gleicher Zeit an einem Maßstab beobachtet werden können und das Auge für eine zeitlich getrennte Ablesung nicht ruhig genug gehalten wird. Darin lag früher die große Schwierigkeit, exakte Resultate zu erhalten und Untersuchungen in größerem Umfang vorzunehmen. Erst HELMHOLTZ¹ hat durch Konstruktion seines Ophthalmometers einen Apparat erfunden, welcher es ermöglicht, unabhängig von den Bewegungen des Auges die Spiegelbilder exakt zu messen.

Das Prinzip der ophthalmometrischen Messungen, das auf der seitlichen Verschiebung eines schräg durch eine planparallele Glasplatte gehender Lichtstrahl beruht, läßt sich durch folgenden einfachen Versuch veranschaulichen (Abb. 60 a u. b): Man zeichne auf ein Blatt Papier zwei senkrechte Linien, die einen Abstand von ungefähr 2 mm voneinander haben. Der Abstand zwischen beiden Linien sei die zu messende Bildgröße, welche mittels der zu besprechenden Methode vorgenommen werden soll. Man benötigt hierzu eine Glasplatte, die eine Dicke von etwa 5 mm und an der Kante (AB) eine Länge von ungefähr 10 cm haben möge. Man bedeckt nun den unteren Teil der Linien in der der Abb. 60 a (die bedeckten Teile der Linien sind punktiert gezeichnet) ersichtlichen Weise. Hebt man jetzt die Platte, z. B. an der rechten Seite (BB) in die Höhe, während die linke Kante (AA) als Drehungsachse mit der Papierebene in Berührung bleibt, so verschieben sich die durch die Platte gesehenen Teile der Linien nach links. Man setzt die Drehung so lange fort, bis die durch die Platte gesehene rechte Linie in die Verlängerung der ungedeckten linken Linie zu liegen kommt (Abb. 60 b). In diesem Fall ist der Betrag der Verschiebung gleich dem zu messenden Abstand der beiden Linien und kann aus der Größe des Winkels, um den die Platte auf der einen Seite gehoben werden mußte, berechnet werden. Es gelten hierfür die für planparallele Platten gültigen Gesetze, wonach die Verschiebung x , die ein Lichtstrahl beim Durchgang durch eine planparallele Platte erfährt, durch die Formel

$$x = h \cdot \frac{\sin(\alpha - \beta)}{\cos \beta}$$

ausgedrückt wird, wenn h die Dicke der Platte, α den Einfallswinkel und β den Brechungswinkel bedeutet. Hat man während des Versuches senkrecht von oben auf die beiden Linien gesehen, dann ist α für die hier in Betracht kommenden Genauigkeit gleich dem Winkel, um den die Platte zur Zeichnungsebene gedreht wurde. n berechnet man aus der Formel $\sin \alpha = n \cdot \sin \beta$; es muß also auch der Brechungsindex des Glases bekannt sein. Da man

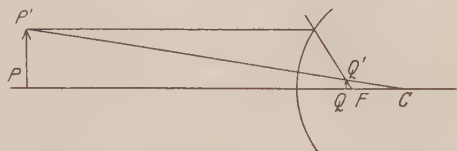


Abb. 59. Konstruktion des von einem Konvexspiegel entworfenen Bildes.

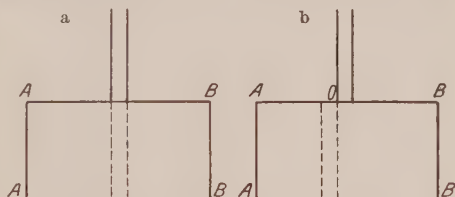


Abb. 60 a und b. Seitliche Verschiebung zweier durch eine schräg gestellte planparallele Glasplatte gesehener paralleler Linien.

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. Physiol. Optik, 3. Aufl., 1, 9. Hamburg u. Leipzig 1909.

während der Drehung der Platte nur *eine* Stelle zu beobachten hat, nämlich den Berührungspunkt *O* der beiden Linien, läßt sich die Messung mit derselben Genauigkeit ausführen, wenn während des Versuches das Papier leicht hin und her bewegt wird; hiermit soll angedeutet werden, daß die Ophthalmometrie innerhalb bestimmter Grenzen von der Unruhe des untersuchten Auges unabhängig ist. Darin liegt die große Bedeutung dieser „Verdoppelungsmethode“ gegenüber den gewöhnlichen Meßmethoden.

Die ophthalmometrischen Untersuchungen zeigten zunächst allgemein, daß die Spiegelbildchen der peripheren Teile der Hornhaut größer sind als die von den zentralen Teilen entworfenen. Daraus folgt, daß die Peripherie der Hornhaut gegenüber den mittleren Teilen abgeflacht ist. HELMHOLTZ¹ nahm an, daß die Wölbung der Hornhaut mit großer Annäherung einem Ellipsoid entspricht.

Die exaktesten Untersuchungen führte GULLSTRAND² durch Photographieren der Spiegelbildchen aus. Als Objekt benutzte er vier doppelte konzentrische hellweiße Kreise auf schwarzer Scheibe. Die Aufnahmen erfolgten in fünf Blickrichtungen, und zwar beim Blick in das Objektiv und nach den vier Hauptrichtungen. Dabei wurden die Blickrichtungen so gewählt, daß sich die vier peripheren Aufnahmen um einen bestimmten Betrag mit der zentralen Aufnahme deckten. Die Messung der Photogramme geschah mit Hilfe eines Mikroskopes. Das hieraus resultierende Ergebnis für die Wölbung der Hornhaut ist folgendes:

Die mittlere bei normaler Pupillenweite für das zentrale Sehen ausschließlich in Betracht kommende *optische Zone* ist dadurch charakterisiert, daß in ihr die einzelnen Meridiane zwar annähernd sphärisch gekrümmt sind, daß aber für gewöhnlich der senkrechte Meridian stärker gewölbt ist als der horizontale. Man bezeichnet allgemein solche Flächen als torische Flächen. Die Differenz der Krümmung zwischen den beiden senkrecht aufeinander stehenden Hauptmeridianen und die dadurch bedingte Abweichung von der Kugelform wird, solange sie nicht einen bestimmten Betrag überschreitet (bis etwa $\frac{1}{10}$ mm Krümmungs- bzw. $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ Dioptrien Brechungsdifferenz, siehe S 108), als *physiologischer Astigmatismus* bezeichnet. Letzterer findet sich nämlich bei fast allen Augen des jugendlichen und mittleren Lebensalters. Im höheren Lebensalter pflegt sich die Wölbung der optischen Zone dahin zu ändern, daß allmählich der horizontale Meridian der stärker gekrümmte wird. Diese Form des Astigmatismus bezeichnet man als *invers* oder gegen die Regel. Der ophthalmometrische Mittelwert des Krümmungsradius der optischen Zone, die eine Ausdehnung von ca. 4 mm in horizontaler und etwas weniger in vertikaler Richtung hat, beträgt 7,8 mm. Die optische Zone ist zur Gesichtslinie (es ist dies diejenige Linie, die vom Fixierungspunkt durch die Knotenpunkte zur Fovea verläuft; S. 103) nach außen und gewöhnlich etwas nach unten dezentriert.

Der Übergang des physiologischen direkten Astigmatismus in die inverse Form im höheren Alter findet in folgender Weise seine Erklärung³: Die natürliche Form der Hornhaut ist, wenn keine äußeren Kräfte einwirken, eine invers astigmatische. Durch den Druck der Lider wird eine geringe Kompression des vorderen Bulbusabschnittes nach oben und in geringerem Maß auch nach unten verursacht, die ihrerseits wieder innerhalb der optischen Zone einen geringen

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. Physiol. Optik, 3. Aufl., 1, 12. Hamburg u. Leipzig 1909.

² GULLSTRAND, A.: Photographisch-ophthalmometrische und klinische Untersuchungen über die Hornhautrefraktion. Schwed. Akad. d. Wiss. 28, Nr 7 (1896). — HELMHOLTZ, H.: Handb. d. Physiol. Optik, 3. Aufl., 1. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 267. Hamburg u. Leipzig 1909.

³ Vgl. H. HELMHOLTZ: Handb. d. Physiol. Optik, 3. Aufl., 1. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 273. Hamburg u. Leipzig 1909.

direkten Astigmatismus zur Folge haben muß. Wenn im höheren Alter der Tonus der Gewebe und damit der Druck der Augenlider nachläßt und die Bulbushüllen dazu rigider werden, hört der äußere Einfluß auf die Hornhautwölbung auf, und diese nimmt ihre natürliche inverse Form an.

Die die optische Zone umgebenden *Randteile der Hornhaut* zeigen eine gegen die Peripherie zunehmende Abflachung, die nasalwärts stärker als temporalwärts und oben stärker als unten zu sein pflegt. An der nasalen Seite ist die Abflachung für gewöhnlich am ausgesprochensten; der Krümmungsradius beträgt hier in der äußersten Peripherie angenähert 12 mm.

Die Methoden der klinischen Ophthalmometrie werden in dem Abschnitt über die Refraktionsanomalien besprochen (S. 122).

Die Bestimmung der Wölbung der übrigen brechenden Flächen ist wesentlich schwieriger. Durch den geringen Unterschied der Brechungsindices der einzelnen Medien sind die Spiegelbilder viel lichtschwächer. Dieses gilt besonders für das von der *hinteren Hornhautfläche* entworfene Bild, das nur durch Anwendung besonderer Methoden und mit Hilfe sehr starker Lichtquellen sichtbar gemacht werden kann. Dazu muß noch berücksichtigt werden, daß die Spiegelbilder der innerhalb des Auges befindlichen brechenden Flächen im Gegensatz zu dem von der Hornhautvorderfläche entworfenen Bilde nicht in ihrem wirklichen Abstand gesehen werden, sondern so, wie sie unter dem Einfluß der der spiegelnden Fläche vorgelagerten Teile des Auges erscheinen. Deshalb sind die aus der Messung der Bildgröße gewonnenen Resultate nicht unmittelbar für die Berechnung der Krümmungsradien zu verwenden, sondern es ist die Wirkung zu berücksichtigen, den die vor der in Betracht kommenden Fläche befindlichen Teile des Auges auf die Lage des Bildes ausüben. Hierzu ist es notwendig, die dioptrischen Eigenschaften der vorgelagerten Teile zu kennen. So muß z. B. für die exakte rechnerische Verwertung der gemessenen Größe des vorderen Linsenbildchens außer den beiden Krümmungsradien der Hornhaut noch die Dicke der Hornhaut, der Brechungsindex der Hornhautsubstanz sowie die Tiefe der Vorderkammer und der Index des Kammerwassers bekannt sein.

HELMHOLTZ¹ konnte mit den ihm damals zu Gebote stehenden physikalischen Hilfsmitteln das hintere Hornhautbildchen nicht sehen und deshalb die Wölbung der hinteren Hornhautfläche am lebenden Auge nicht bestimmen. Er nahm an, daß die beiden Flächen der Hornhaut annähernd parallel sind und daß die Brechung in der Hornhaut eine nicht wesentlich andere sein kann, als wenn das Kammerwasser bis an die vordere Fläche der Hornhaut reichte. In der Tat kann man auch für viele Berechnungen von der Brechung an der hinteren Hornhautfläche absehen (siehe unten). Mit Hilfe starker Vergrößerung und einer intensiven Lichtquelle ist es heute nicht mehr schwer, das hintere Hornhautbildchen neben den viel lichtstärkeren vorderen Bildchen zu erkennen (BLIX²). GULLSTRAND³ berechnete für den Krümmungsradius der optischen Zone der hinteren Hornhautfläche den ophthalmometrischen Mittelwert von 6,7 mm. Die Hornhaut ist also eine konvexkonkave Linse, bei der die Konkavität überwiegt.

Infolge der Dezentration der optischen Zone und unter Berücksichtigung, daß die Visierlinie (d. h. der Hauptstrahl des vom Fixierungspunkte nach der Fovea gelangenden Strahlenbündels; s. S. 102) die Hornhaut nasalwärts vom ophthalmometrischen Mittelpunkt schneidet, lassen sich die für die optische Zone ermittelten Durchschnittswerte der Radien der vorderen und hinteren

¹ HELMHOLTZ, H.: Über die Akkommodation des Auges. Graefes Arch. **1**, Abtl. 2, 25 (1855).

² BLIX, M.: Oftalmometriska Studier, S. 63. Upsala 1880 (zitiert nach TSCHERNING).

³ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. Physiol. Optik 3. Aufl., **1**. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 285. Hamburg u. Leipzig 1909.

Hornhautfläche nicht unmittelbar für die Berechnung des Strahlenganges verwenden. Es müssen vielmehr die aus der ophthalmometrischen Messung sich für die Größe der beiden Radien in den Schnittpunkten der Visierlinie ergebenden Fehler dadurch korrigiert werden, daß man im Scheitelpunkt der optischen Zone den Radius der Vorderfläche etwas kleiner und den der Hinterfläche etwas größer nimmt. Als schematischen Wert der Krümmungsradien im Scheitelpunkte der optischen Zone nimmt GULLSTRAND deshalb 7,7 bzw. 6,8 mm an.

Die *Vorderfläche der Linse* entwirft als Konvexspiegel ein aufrechtes verkleinertes virtuelles Bild. Da dieses infolge des geringen Indexunterschiedes zwischen Kammerwasser und den äußersten Teilen der Linsensubstanz sehr lichtschwach ist, wird es bei der üblichen klinischen Untersuchung nur schwer wahrgenommen. Der scheinbare Ort des Bildes ist etwa 7—8 mm hinter der Pupille; er verschwindet daher schon bei geringer Änderung der Blickrichtung hinter dem Pupillarrand.

Die Intensität der an der Linsenvorderfläche reflektierten Strahlen beträgt nach TSCHERNING, wie oben angegeben wurde, ca. 0,048% derjenigen der auffallenden Strahlen. Legt man der Berechnung das exakte schematische Auge GULLSTRANDS (S. 92) zugrunde, nach welchen der Index der äußeren Linsenschichten 1,386 beträgt, so erhält man für die Intensität des reflektierten Lichtes einen Wert von nur 0,0338%.

HELMHOLTZ¹ ging bei der Bestimmung des Krümmungsradius der vorderen Linsenfläche von dem Satz aus, daß sich die Bilder, welche spiegelnde Flächen von weit entfernten Gegenständen entwerfen, wie die Brennweiten der Systeme verhalten. Wenn demnach zwei brechende Flächen (Hornhautvorderfläche und Linsenvorderfläche) von verschiedenen großen, aber gleich weit entfernten Gegenständen gleich große Bilder entwerfen, so verhalten sich die Brennweiten der Spiegel umgekehrt wie die Gegenstände. Er benutzte deshalb zwei Objekte, von denen das eine in seiner Größe variierbar war, und konnte dadurch erreichen, daß das Hornhautbild des einen Gegenstandes ebenso groß wurde wie das Linsenbild des anderen Gegenstandes. HELMHOLTZ berechnete mit dieser Methode ebenso wie vor ihm schon LISTING², die Größe des Krümmungsradius der vorderen Linsenfläche zu durchschnittlich 10 mm, ein Wert, der auch heute noch als schematischer Wert beibehalten wird.

Die *Hinterfläche der Linse* ist ein Konkavspiegel und entwirft von einem Gegenstand, der sich außerhalb seiner Brennweite befindet, ein umgekehrtes verkleinertes reelles Bild. Das hintere Linsenbildchen ist zwar kleiner, aber dementsprechend lichtstärker als das vordere Linsenbildchen (das Verhältnis ist etwa 8:1); es ist scharf begrenzt und liegt nahe hinter dem Pupillarrand. LISTING fand einen Durchschnittswert des Krümmungsradius von 6,0 mm. Auch dieser Wert hat heute noch seine Gültigkeit behalten.

Für klinische Zwecke kann das hintere Linsenbildchen wegen seiner leichten Sichtbarkeit dazu benutzt werden, um festzustellen, ob sich die Linse im Pupillargebiet befindet oder nicht. Ist die Linse operativ entfernt oder z. B. durch eine Verletzung in den Glaskörper luxiert, dann fehlen die Linsenbildchen. Man erkennt das hintere Bildchen unter anderem auch leicht daran, daß es sich bei Bewegungen der vorgehaltenen Lichtquelle in entgegengesetztem Sinne zu dieser bewegt. Die von den Linsenflächen entworfenen Spiegelbilder werden nach ihrem Entdecker als *Purkinjesche Bildchen* bezeichnet³.

¹ HELMHOLTZ, H.: Über die Akkommodation des Auges. Graefes Arch. **1**, Abtl. 2, 45 (1855) — Handb. d. Physiol. Optik, 3. Aufl., **1**, 129. Hamburg u. Leipzig 1909.

² LISTING, J. B.: Dioptrik des Auges. Rudolph Wagners Handwörterbuch d. Physiol. mit Rücksicht auf physiol. Pathologie **4**, 487. Braunschweig 1853.

³ PURKINJE: De examine physiologico organi visus et syst. cutanei. Vratisl. 1823 (zitiert nach HELMHOLTZ).

Die an den Trennungsflächen reflektierten Strahlen, welche die PURKINJESchen Bilder bilden, erfahren, bevor sie das Auge verlassen, an den vorgelagerten Flächen eine nochmalige Reflexion. Dadurch entstehen weitere Reflexbilder, von denen jedoch wegen der sehr geringen Lichtstärke nur zwei (entoptisch) sichtbar gemacht werden können. Diese beiden Bildchen werden von denjenigen Strahlen gebildet, die von dem vorderen bzw. hinteren PURKINJESchen Linsenbildchen ausgehen und an der Konkavität der Vorderfläche der Hornhaut nochmals reflektiert werden. Eine physiologische Bedeutung kommt diesen durch mehrfache Spiegelung entstehenden Erscheinungen nicht zu.

3. Die Brechungsindices der Medien.

Die Bestimmung der Brechungsindices der einzelnen Medien erfolgt mit Hilfe des Refraktometers von ABBE bzw. mit neueren Apparaten, die auf demselben Prinzip beruhen. Die Untersuchung des Index von Hornhaut, Kammerwasser und Glaskörper bereitet keine Schwierigkeiten, da diese Medien optisch homogen sind, d. h. der Index ist innerhalb des betreffenden Mediums an allen Stellen der gleiche.

Man entnimmt kleine Teile der zu prüfenden Substanz und bringt diese zwischen die beiden Glasprismen des Refraktometers. Da die Prismen einen höheren Brechungsindex haben als die Medien des Auges, läßt sich durch Drehung der Prismen diejenige Stellung ermitteln, bei welcher ein in das erste Prisma eindringender Lichtstrahl eben nicht mehr in die zu untersuchende schwächer brechende Substanz eindringt, sondern an der Trennungsfläche zwischen beiden total reflektiert wird. Da der Brechungsexponent des Glases bekannt ist, hängt die Stellung der Prismen, bei der die totale Reflexion eintritt, nur von dem Brechungsindex der Probesubstanz ab und kann aus der Einstellung berechnet werden.

Die auf diese Weise ermittelten Resultate sind folgende: Der *Brechungsindex der Hornhaut* beträgt 1,376. Der *Brechungsindex des Kammerwassers* ist 1,336; er ist um einen sehr kleinen Betrag höher als der *Index des Glaskörpers* (im Mittel um 0,00018). Dieser minimale Unterschied ist ohne Bedeutung und bleibt bei den Berechnungen unberücksichtigt, so daß auch für den Glaskörper als Index 1,336 angenommen wird. Die Linse ist also auf beiden Seiten von einem optisch gleichwertigen Medium umgeben. Diese Werte ändern sich während des Lebens nicht nennenswert.

Wesentlich schwieriger gestaltet sich die experimentelle Bestimmung der Brechungsverhältnisse der optisch inhomogenen Linse, da der Index innerhalb der einzelnen Schichten variiert. Man muß deshalb möglichst kleine Proben von verschiedenen Stellen zur Untersuchung entnehmen. FREYTAG¹ hat an einem großen Material von tierischen und menschlichen Linsen in systematischer Weise Untersuchungen vorgenommen und damit eine wertvolle Ergänzung zu den Arbeiten früherer Autoren (vgl. u. a. LISTING², HELMHOLTZ³, AUBERT⁴, MATTHIESSEN⁵, KUNST⁶, STADFELDT⁷) geliefert. Da seine Untersuchungen als die genauesten betrachtet werden, mögen seine Methoden und deren Ergebnisse kurz mitgeteilt werden.

¹ FREYTAG, G.: Die Brechungsindices der Linse und der flüssigen Augenmedien des Menschen und der höheren Tiere usw. Wiesbaden 1908.

² LISTING, J. B.: Dioptrik des Auges. Rudolph Wagners Handwörterbuch d. Physiol. mit Rücksicht auf physiol. Pathologie 4, 485. Braunschweig 1853.

³ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. Physiol. Optik, 2. Aufl., 140. Hamburg u. Leipzig 1896.

⁴ AUBERT, H., u. L. MATTHIESSEN. Handb. der gesamten Augenheilkunde. Redigiert von A. GRAEFE und Th. SAEMISCH 2, 409. Leipzig 1876.

⁵ MATTHIESSEN, L.: Über die Berechnung des absoluten Brechungsvermögens des Kernzentrums der Krystalllinse. Graefes Arch. III., 26, 131 (1876).

⁶ KUNST, J. J.: Beiträge zur Kenntniss der Farbenzerstreuung und des osmotischen Druckes einiger brechenden Medien des Auges. Inaug.-Dissert. Freiburg 1895.

⁷ STADFELDT, A.: Den menneskelige linses optiske konstante. Kopenhagen 1898 (zitiert nach GULLSTRAND).

Zur Feststellung der Brechungsverhältnisse der *äußersten* Schichten der Linse wurden der Hauptsache nach an fünf Stellen der Oberfläche stecknadelkopfgroße Proben entnommen. Es sind dies die beiden Pole, der Äquator und eine zwischen Pol und Äquator gelegene Mittelzone der vorderen und hinteren Oberfläche. Das Ergebnis war folgendes: Am Äquator ist der Brechungsindex am niedrigsten und beträgt im Mittel 1,374. Von hier nimmt der Index nach beiden Polen in ziemlich gleichem Maße zu. Die beiden Pole sind somit die Stellen des höchsten Brechungsindex der *Linsenoberfläche*, und zwar beträgt der Index des vorderen Poles durchschnittlich 1,384, der des hinteren Poles 1,382. Diese Werte bleiben während des Lebens annähernd die gleichen¹.

Von besonderer Bedeutung für das Verständnis des Strahlenganges ist die Anordnung der Brechungsindices in einem Durchschnitt durch die Linse entlang der optischen Achse.

Im jugendlichen Alter nimmt der Index von den beiden Polen gegen die Mitte der Linse ständig zu, und zwar in den äußeren Schichten rascher als in den inneren Teilen. Den Punkt, in dem der Brechungsindex den höchsten Wert erreicht, bezeichnet man als Linsenzentrum; dieses liegt im allgemeinen nicht in der Mitte zwischen den beiden Polen, sondern etwas näher dem vorderen als dem hinteren Pol. FREYTAG² fand als Mittelwert für das Linsenzentrum einen Index von 1,405.

Am besten läßt sich die Zunahme des Brechungsindex entlang der optischen Achse durch ein Kurvenbild veranschaulichen. Man nehme als Nullpunkt eines Koordinatensystems das Linsenzentrum und trage auf der Ordinatenachse die experimentell gemessenen Indices und auf der Abszissenachse diejenigen Stellen der optischen Achse auf, von denen Proben für die Messungen entnommen wurden. Verbindet man nun in bekannter Weise durch Errichtungen zweier Senkrechten die zusammengehörigen Punkte der Ordinaten- und Abszissenachse miteinander, so erhält man auf diese Weise die *Indicialkurve* für die optische Achse.

Im jugendlichen Alter hat die Indicialkurve längs der optischen Achse eine parabolische Form (MATTHIESSEN³). Sie steigt am vorderen Pol steil an, verläuft in den mittleren Teilen flacher, um dann gegen den hinteren Pol wieder ebenso steil abzufallen. Untersucht man in gleicher Weise die Indicialkurve einer Linse eines über 25 Jahre alten Individuums, so erhält man keinen kontinuierlichen Verlauf der Kurve, sondern diese zeigt an zwei Stellen einen plötzlichen Anstieg bzw. Abfall. Diese beiden Stellen entsprechen der Grenze zwischen Rinde und Linsenkern. Mitte der zwanziger Jahre erfahren nämlich die das Linsenzentrum begrenzenden Fasern eine Erhöhung des Brechungsindex, die mit zunehmendem Alter immer weiter peripher gelegene Linsenteile ergreift. Dadurch differenziert sich die Linse in die peripher gelegene Rinde und den zentral gelegenen Kern (s. S. 97). Die Zunahme des Index zwischen den beiden Schichten ist kein allmählicher, sondern erfolgt „sprungweise“, woraus sich die Bildung der beiden Stufen in der Indicialkurve älterer Linsen erklärt.

Dieser plötzliche Übergang vom Rinden- zum Kernindex war schon vorher von v. HESS⁴ am lebenden Auge entdeckt worden. Er fand nämlich, daß bei

¹ FREYTAG, G.: Die Brechungsindices der Linse und der flüssigen Augenmedien usw., S. 50, 79. Wiesbaden 1908.

² FREYTAG, G.: Die Brechungsindices der Linse und der flüssigen Augenmedien usw., S. 55. Wiesbaden 1908.

³ MATTHIESSEN, L.: Grundriß der Dioptrik geschichteter Linsensysteme, S. 175, 180. Leipzig 1877.

⁴ HESS, C.: Über Linsenbildchen, die durch Spiegelung am Kerne der normalen Linse entstehen. Arch. Augenheilk. 51, 375 (1905).

älteren Leuten neben den beiden beschriebenen PURKINJESchen Linsenbildchen noch zwei weitere Spiegelbildchen erscheinen, die durch Reflexion an den Flächen des Linsenkernes entstehen. HESS bezeichnet sie daher als Kernbildchen. Sie sind kleiner und im allgemeinen lichtschwächer als die PURKINJESchen „Rindenbildchen“; das vordere Kernbildchen ist aufrecht und virtuell, das hintere umgekehrt und reell. Je älter das untersuchte Individuum ist, desto leichter lassen sich die Kernbildchen nachweisen; sie sind aber schon bei einem Zwanzigjährigen bei normaler Pupillenweite sichtbar.

4. Die Abstände der brechenden Flächen.

Um die bisher gewonnenen Werte der Wölbung der brechenden Flächen und der Indices der Medien rechnerisch für die Dioptrik des Gesamtauges verwenden zu können, ist es noch notwendig, die Abstände der Trennungsflächen voneinander zu kennen. Man muß also noch die Dicke der Hornhaut, die Tiefe der Vorderkammer und die Dicke der Linse experimentell ermitteln. Die Messungen in dieser Richtung wurden schon früher mit großer Exaktheit vorgenommen, so daß z. B. die HELMHOLTZschen Werte für den Abstand der vorderen Linsenfläche vom Hornhautscheitel und ebenso für die Dicke der Linse heute noch als gültige Durchschnittswerte anerkannt werden, aber sie verlangten zum Teil komplizierte Versuchsanordnungen und konnten deshalb nur zur Festlegung von Mittelwerten für das schematische Auge dienen. Heute lassen sich die einschlägigen Messungen mit Hilfe moderner Instrumente ohne Schwierigkeit auch für klinische Zwecke ausführen. Die Bestimmung der Dicke der Hornhaut am lebenden Auge wurde erst möglich, als es durch intensive Belichtung und genaue Einstellung gelang, die Hinterfläche der Hornhaut deutlich sichtbar zu machen.

Am einfachsten wird jetzt die Bestimmung des Abstandes zweier brechenden Flächen am lebenden Auge mit Hilfe des Hornhautmikroskops und der GULLSTRANDschen Spaltlampe vorgenommen. Letztere ermöglicht es, durch intensive fokale Beleuchtung einer kleinen, scharf umgrenzten Stelle in einem sonst dunklen Felde die einzelnen Flächen deutlich sichtbar zu machen. Man stellt das Mikroskop zuerst auf den Hornhautscheitel, dann auf die Hornhauthinterfläche scharf ein und liest an einer zu diesem Zweck angebrachten Meßtrommel (ULBRICH) den Betrag ab, um den das Instrument hierzu nach vorn geschoben werden mußte¹. Nun ist aber wieder zu berücksichtigen, daß man auf diese Weise noch nicht die Dicke der Hornhaut selbst mißt, sondern den Abstand zwischen Hornhautscheitel und virtuellem Bild der Hinterfläche. Denn alle innerhalb des Auges gelegenen Teile werden, wie oben schon besprochen wurde, nicht in ihrer wirklichen Lage gesehen, sondern jeweils so, wie sie durch die vorgelagerten Teile des Auges abgebildet werden. Der wirkliche Abstand der Hornhauthinterfläche vom Scheitel muß erst berechnet werden. Dieses geschieht mit Hilfe der Abbildungsformel

$$\frac{n_1}{a} = \frac{n_{11}}{b} - D,$$

wenn allgemein a den gesuchten Abstand, b den vom Hornhautscheitel gemessenen Bildabstand und D die Brechkraft des der Fläche vorgelagerten Teiles des Auges bedeutet; a und b müssen wie immer in Metern bezeichnet werden. Um betreffs der Vorzeichen noch der Forderung zu genügen, daß das Licht sich

¹ Vgl. H. HARTINGER: Zur Messung der Kammertiefe und des Irisdurchmessers. Z. ophthalm. Opt. 9, 135 (1921).

stets von links nach rechts bewegt und daß alle Strahlen, die gegen die Lichtrichtung gemessen werden, negativ sind, muß das Auge des Untersuchten nach rechts gerichtet sein (s. Abschnitt Pupille). b wird auf diese Weise negativ; n_1 bedeutet dann den Index des Mediums, das im Sinne des Beobachters unmittelbar vor der in Frage kommenden brechenden Fläche liegt, während n_{11} den Index der Luft bezeichnet.

Wendet man die Gleichung zur Berechnung der Dicke der Hornhaut an, nachdem man z. B. $b = -0,00037$ m gemessen hat, so ergibt sich, da $n_1 = 1,376$, $n_{11} = 1,0$ und $D = 48,83$ (siehe unten) ist, für $a = -0,0005$; d. h. die Dicke der Hornhaut beträgt 0,5 mm. Dieser Wert ist dem schematischen Augen von GULLSTRAND zugrunde gelegt.

In gleicher Weise wird die Tiefe der Vorderkammer bestimmt, und zwar ist es am einfachsten, die Entfernung zwischen Hornhautscheitel und vorderer Linsenfläche zu messen und daraus die wirkliche Tiefe der Vorderkammer zu berechnen. Man kann in diesem Fall die Berechnung ohne nennenswerten Fehler dadurch sehr vereinfachen, daß man die geringe (zerstreuende) Wirkung der Hinterfläche der Hornhaut vernachlässigt und dafür für D die Brechkraft der äquivalenten Hornhautfläche (siehe unten) nimmt. Es ist $n_1 = 1,336$, $n_{11} = 1,0$, $D = 43,08$. Hat man z. B. durch die Messung für b einen Wert von $-0,003$ m erhalten, dann ergibt die Berechnung für a annähernd $-3,6$ mm; es bleibt dann, da die Hornhautdicke 0,5 mm beträgt, für die Tiefe der Vorderkammer der Betrag von 3,1 mm übrig.

In neuester Zeit (1927) wurde von WESSELY und ZABEL¹ die Tiefe der Vorderkammer auf dem Wege der Stereophotographie gemessen. Durch einen zu diesem Zweck eigens konstruierten stereophotographischen Apparat werden zwei Stereokopfaufnahmen hergestellt und aus diesen durch einen Stereokomparator der Schichtenplan der Iris — genau wie die Höhenkurven einer Landkarte — gezeichnet. Diese Methode hat den Vorteil, daß die Gesamtlage des Irisdiaphragma auf einmal festgehalten wird, während bisher nur einzelne Stellen der Iris nacheinander gemessen werden konnten. Aus dem Schichtenplan läßt sich leicht das Irisprofil eines Meridianschnittes konstruieren. Als Bezugsebene dient hierzu die durch den Limbus gelegte Ebene. Auf diese Weise wird das Irisprofil von einer bei der Aufnahme etwa nicht genau eingehaltenen Blickrichtung unabhängig und ein Vergleich der Profile verschiedener Augen ermöglicht. WESSELY weist auf die Bedeutung dieser Methode für die Beobachtung der Vorderkammertiefe bei chronischem Glaukom hin.

Für die Berechnung der Linsendicke liegen die Verhältnisse komplizierter, da das virtuelle Bild der hinteren Linsenfläche durch die Hornhaut und die optisch inhomogene Linse gesehen wird. Dementsprechend schwanken auch die angegebenen Werte innerhalb weiter Grenzen (zwischen 3.202 und 3.963). Dazu ist noch in Betracht zu ziehen, daß die Linse während des ganzen Lebens wächst. GULLSTRAND behält den von HELMHOLTZ angenommenen Wert der Dicke der Linse von 3,6 mm bei. Die Einstellung der Spaltlampe auf die hintere Linsenfläche bereitet keine Schwierigkeit.

Zu jedem Bildpunkt, dessen Lage gegeben ist, läßt sich der zugehörige Objektpunkt auch durch Konstruktion finden. Man geht dabei von dem Satz aus, daß jeder Strahl, der vor der Brechung nach einem beliebigen Bildpunkt gerichtet ist, nach der Brechung durch den zugehörigen Objektpunkt geht (vgl. Abb. 63, S. 98).

¹ WESSELY, K.: Über einige neue diagnostische Versuche. Ber. üb. d. 46. Zusammenk. d. dtsh. ophthalm. Ges. in Heidelberg 1927, S. 251. München 1927.

5. Das schematische Auge.

Unter einem schematischen Auge versteht man ein aus homogenen Medien zusammengesetztes zentriertes optisches System, das in dioptrischer Hinsicht dem wirklichen Auge möglichst nahekommt. Als Grundlagen für die Zusammensetzung dieses Systems dienen die im vorigen Abschnitt beschriebenen, auf experimentellem Wege gefundenen Durchschnittswerte der Krümmungsradien, der Indices und der gegenseitigen Abstände der Trennungsf lächen. Die Berechnung der Brechkraft der Einzelsysteme erfolgt aus diesen Werten in einfacher Weise mit Hilfe der im ersten Abschnitt angegebenen Gesetze der geometrischen Optik. Bei der Kombination der Teilsysteme zu zusammengesetzten Systemen behandelt man zweckmäßig das Hornhaut- und das Linsensystem gesondert und berechnet dann wieder durch Zusammenfassen dieser beiden Systeme die Kardinalpunkte des Vollsyste ms des Auges. Da das schematische Auge nur aus homogenen Medien bestehen darf, erfordert die Umwandlung der aus einem heterogenen Medium bestehenden Linse in eine allen Anforderungen genügende äquivalente, aus homogenen Medien zusammengesetzte Linse noch der besonderen Besprechung.

Von den verschiedenen älteren schematischen Augen (LISTING¹, HELMHOLTZ², BECKER³, TSCHERNING⁴, STADFELDT⁵, TREUTLER⁶), die je nach den der Berechnung zugrunde gelegten experimentell ermittelten Werten um einen gewissen Betrag voneinander abweichen, lassen alle mit Ausnahme des schematischen Auges TSCHERNINGS die geringe zerstreue nde Wirkung der Hinterfläche der Hornhaut außer Betracht; außerdem wurde der Linse ein imaginärer Index gegeben, durch welche diese unter Beibehaltung ihrer Form die notwendige Brechkraft erhielt. Man bezeichnet letzteren als *Totalindex* (LISTING⁷) und versteht also darunter den Index einer homogenen Linse, welche die gleiche Form und dieselbe Brechkraft hat wie die wirkliche Linse. Wie später gezeigt wird, hat GULLSTRAND nachgewiesen, daß durch eine solche Linse nicht allen an das System gestellten Anforderungen genügt wird. Der Totalindex der Linse muß wegen der geforderten Homogenität höher genommen werden, als der wirkliche Index der am stärksten brechenden Kernpartien beträgt. Die brechenden Systeme eines solchen einfachen schematischen Auges sind die äquivalente Hornhautfläche und die Linse.

In der folgenden Tabelle sind die ursprünglichen von HELMHOLTZ benutzten Werte und die von ihm daraus berechneten Konstanten aufgeführt. Mit Ausnahme der für den Ort der vorderen Linsenfläche und der Dicke der Linse angegebenen Zahlen, hat HELMHOLTZ die der Berechnung zugrunde gelegten Werte dem schematischen Auge von LISTING entnommen. Später⁸ hat er den Totalindex der Linse von 1,4546 auf 1,4371 herabgesetzt und der Achsenlänge seines schematischen Auges einen entsprechend höheren Wert gegeben (22,823 mm). Desgleichen gab HELMHOLTZ nachträglich dem Krümmungsradius der Hornhaut einen Wert von 7,829 mm. Auf die in der zweiten Spalte der Tabelle angegebenen Werte, die sich auf das akkommodierende Auge beziehen, müssen wir später noch zurückkommen.

¹ LISTING, J. B.: Dioptrik des Auges. Rudolph Wagners Handwörterbuch d. Physiol. mit Rücksicht auf physiol. Pathologie 4, 485. Braunschweig 1853.

² HELMHOLTZ, H.: Handb. d. Physiol. Optik, 3. Aufl., 1, 127. Hamburg u. Leipzig 1909.

³ BECKER, O.: Pathologie u. Therapie des Linsensystems. Handb. d. ges. Augenheilk. Redigirt von A. GRAEFE u. Th. SAEMISCH. 5, Kap. VII, 439. Leipzig 1877.

⁴ TSCHERNING, M.: Beiträge zur Dioptrik des Auges. Z. Psychol. u. Physiol. 3, 485 (1892).

⁵ STADFELDT, A.: Den menneskelige linses optiske konstantes. Kopenhagen 1898 (zitiert nach GULLSTRAND).

⁶ TREUTLER: Einige Bemerkungen zu den schematischen Augen. Klin. Mbl. Augenheilk. 40/41, 211 (1902).

⁷ LISTING, J. B.: Dioptrik des Auges. Rudolph Wagners Handwörterbuch d. Physiol. mit Rücksicht auf physiol. Pathologie 4, 485. Braunschweig 1853.

⁸ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. Physiol. Optik, 2. Aufl., 140. Hamburg u. Leipzig 1896.

Unter dem *Ort eines Punktes* wird seine in Millimeter gemessene Entfernung vom Scheitel der Hornhaut verstanden.

Schematisches Auge von HELMHOLTZ.

	Akkommodation für	
	Ferne	Nähe
<i>Angenommen:</i>		
Krümmungsradius der Hornhaut	8,0	8,0
Desgl. der vorderen Linsenfläche	10,0	6,0
Desgl. der hinteren Linsenfläche	6,0	5,5
Ort der vorderen Linsenfläche	3,6	3,2
Ort der hinteren Linsenfläche	7,2	7,2
Brechungsvermögen des Kammerwasser und des Glaskörpers $\frac{103}{77}$		
Brechungsvermögen der Krystalline $\frac{16}{11}$		
<i>Berechnet:</i>		
Vordere Brennweite der Hornhaut	23,692	23,692
Hintere Brennweite der Hornhaut	31,692	31,692
Brennweite der Linse	43,707	33,785
Abstand des vorderen Hauptpunktes der Linse von der vorderen Fläche	2,1073	1,9745
Abstand des hinteren von der hinteren	1,2644	1,8100
Abstand der beiden Hauptpunkte der Linse voneinander . . .	0,2283	0,2155
Hintere Brennweite des Auges	19,875	17,756
Vordere Brennweite des Auges	14,858	13,274
Ort des vorderen Brennpunktes	−12,918	−11,241
Ort des ersten Hauptpunktes	1,9403	2,0330
Ort des zweiten Hauptpunktes	2,3563	2,4919
Ort des ersten Knotenpunktes	6,957	6,515
Ort des zweiten Knotenpunktes	7,373	6,974
Ort des hinteren Brennpunktes	22,231	20,248

Das schematische Auge von HELMHOLTZ hat eine Brechkraft von 67,3 Dioptrien.

Im folgenden soll genauer auf das *exakte schematische Auge GULLSTRANDS*¹ eingegangen werden. Denn einmal kommt dieses System der Wirklichkeit am nächsten; zum anderen setzt die Umwandlung der aus einem heterogenen Medium bestehenden Linsensubstanz in ein aus homogenen Medien bestehendes und allen Anforderungen genügendes äquivalentes System eine genaue Kenntnis der Indexvariation innerhalb der Linsensubstanz voraus, die hier kurz zu besprechen sein wird.

Für die Berechnung der Brechkraft der *Hornhaut* wurden die Durchschnittswerte benutzt:

Krümmungsradius der Vorderfläche	7,7 mm
Krümmungsradius der Hinterfläche	6,8 „
Dicke	0,5 „
Brechungsindex	1,376
Brechungsindex des Kammerwassers	1,336

Daraus ergeben sich durch Anwendung der Gleichung (3a) und (3b) bzw. (7) folgende Werte:

Vorderfläche: Brechkraft	48,83
Vordere Brennweite	−20,48 mm
Hintere Brennweite	28,18 „
Hinterfläche: Brechkraft	−5,88
Vordere Brennweite	234,01 mm
Hintere Brennweite	−227,21 „

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. Physiol. Optik, 3. Aufl., 1. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 299. Hamburg u. Leipzig 1909.

und nach Formel (13)

Hornhautsystem: Brechkraft	43,05
Vordere Brennweite . . .	— 23,227 mm
Hinterere Brennweite . . .	31,031 „
Für die Lage der Hauptpunkte erhält man	$h_1 = - 0,0496$ „
	$h_{11} = - 0,5506$ „

h_1 und h_{11} bedeuten die Abstände der Hauptpunkte von den entsprechenden Hornhautflächen. Das negative Vorzeichen gibt an, daß beide Abstände nach links abgetragen werden müssen. Da h_1 von der Vorderfläche und h_{11} von der Hinterfläche abgetragen wird, liegen beide Hauptpunkte unmittelbar vor der Hornhautvorderfläche, und zwar liegt der zweite Hauptpunkt 0,001 mm vor dem ersten Hauptpunkt. Die Hinterfläche hat, wie sich aus dem negativen Vorzeichen ihrer Brechkraft ergibt, eine geringe zerstreuernde Wirkung. Wäre die Hornhaut auf beiden Seiten von Luft umgeben, so würde sie wie eine Konkavlinse von 5,48 Dioptrien wirken.

Wesentlich komplizierter lagen die Verhältnisse gegenüber dem Versuch, die optisch inhomogene Linse durch eine exakte äquivalente schematische Linse zu ersetzen, die nur aus homogenen Medien bestehen darf. Denn hierzu war es zuerst notwendig, die Gesetze der Indexvariation innerhalb der Linsensubstanz zu kennen. Es genügt nämlich nicht, wie dieses bisher bei der Konstruktion der verschiedenen schematischen Augen geschah, einer Linse von der Form der normalen Linse einen Totalindex zu geben; man erhält zwar auf diese Weise ein hinsichtlich der Form und Brechkraft der ruhenden Linse äquivalentes System, aber die Hauptpunkte erhalten, wie GULLSTRAND nachwies, eine von der Wirklichkeit abweichende Lage. GULLSTRAND¹ berechnete zunächst die Indicialgleichung, die es ermöglicht, die Anordnung und Verteilung der Indices innerhalb einer durch die Linse gelegten Meridianebene durch Konstruktion zu finden. Als experimentelle Unterlagen dienten hierzu die von FREYTAG gefundenen Werte der Indices (Index an den Polen 1,386, am Äquator 1,376 und im Zentrum 1,406), ferner die beiden Krümmungsradien der Linsenflächen ($r_1 = 10$ mm, $r_{11} = - 6,8$ mm, unter der Annahme, daß die anliegenden Isoindizialflächen dieselben Krümmungen haben) und die Linsendicke (3,6 mm). Des weiteren wurde, und zwar auf Grund des Refraktionsverlustes, den ein Auge nach Entfernung der Linse erfährt, für den Wert der Brechkraft der Linse 19,1 Dioptrien angenommen. Die für die Berechnung nach erforderliche 7. Gleichung wurde durch Annahme eines parabolischen Verlaufes der Indicialkurve längst der Linsenachse gewonnen. Verbindet man diejenigen Punkte der Linse miteinander, welche den gleichen Index haben, so erhält man die Isoindizialflächen. Eine durch die Linse gelegte Meridianebene schneidet diese Fläche in Kurven. Abb. 61a zeigt die Schnittlinien, die GULLSTRAND² unter Anwendung der Indicialgleichung konstruierte für den Index 1,386 und 1,404. Die äußere Linie berührt die Linsenpole und hat im Bereich dieser dieselbe Krümmung wie die Linsenflächen, sie ist aber nach der Peripherie zu stärker gekrümmt wie diese; es entsteht dadurch zwischen der Linsenfläche und

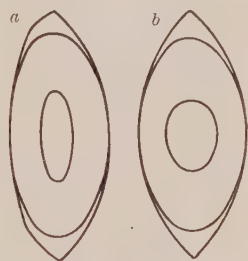


Abb. 61. Schnittlinien der Isoindizialflächen mit einer Meridianebene für den Index 1,386 und 1,404. a) in Akkommodationsruhe. b) bei maximaler Akkommodation.

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. Physiol. Optik, 3. Aufl., I. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 292. Hamburg u. Leipzig 1909.

² Nach GULLSTRAND-HELMHOLTZ: Handb. d. physiol. Optik. 3. Aufl., I. S. 331, Abb. 133. Hamburg und Leipzig 1909.

der äußeren Linie ein Raum, in welchem der Index kleiner als 1,386 ist. Die innere Linie, die in der Meridianebene alle Punkte mit dem Index 1,404 verbindet, liegt verhältnismäßig weit peripher. Dieses zeigt deutlich, wie der Index von den Polen nach dem Zentrum zuerst rasch, dann ganz allmählich zunimmt; denn der Index nimmt von der inneren Linie bis zum Linsenzentrum, dessen Index 1,406 beträgt, nur um 0,002 zu, während die Zunahme von der äußeren bis zur inneren Linie 0,018 beträgt. Das Linsenzentrum, d. h. die Stelle, an der der Index am größten ist, liegt nicht genau in der Mitte zwischen den beiden Polen, sondern um einen Millimeter näher an dem vorderen Pol; der Abstand zwischen vorderem Pol und Linsenzentrum beträgt demnach 1,7 mm.

Um die Brechkraft der Linse zu berechnen, ist es am zweckmäßigsten, zuerst die Brechkraft der beiden Linsenflächen zu bestimmen und dann getrennt davon die Brechkraft des aus der Linsensubstanz bestehenden Systems zu behandeln. Für letzteres hat MATTHIESSEN¹ die Bezeichnung *Kernlinse* vorgeschlagen. Man kann also die Linse als aus drei Systemen zusammengesetzt betrachten,

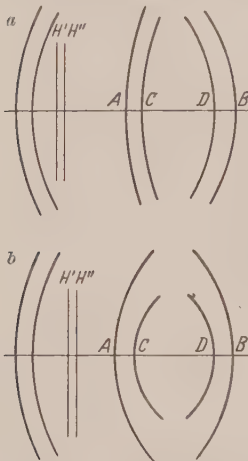


Abb. 62. Meridianschnitt durch die Hornhaut, Linse und äquivalente Kernlinse. a) in Akkommodationsruhe. b) bei maximaler Akkommodation.

aus den beiden Linsenflächen und aus der Kernlinse.

Die *Brechkraft der Linsenflächen* läßt sich in derselben einfachen Weise berechnen wie die Brechkraft der Hornhautflächen, sofern nur die Brechungsindices der oberflächlichen Linsenschichten an den beiden Polen gegeben sind. GULLSTRAND nimmt, wie schon erwähnt, für beide Pole den FREYTAGSchen Wert 1,386 an. Der Krümmungsradius beträgt 10 bzw. -6,8 mm; der Index des Kammerwassers und des Glaskörpers ist 1,336. Man erhält dann für die Linsenflächen folgende Werte.

Vorderfläche der Linse $D = 5,0$

$$f_1 = -267,2 \text{ mm}, \quad f_{11} = 277,2 \text{ mm},$$

Hinterfläche der Linse $D = 8,33$

$$f_1 = -166,3 \text{ mm}, \quad f_{11} = 160,3 \text{ mm}.$$

Der Wert der *Brechkraft der Kernlinse* ergibt sich aus dem Refraktionsverlust, den ein Auge nach Entfernen der Linse erleidet und der wie oben erwähnt 19,1 Dioptrien beträgt. Da die beiden Linsenflächen zusammen eine Brechkraft von 13,33 Dioptrien haben,

bleibt für die Brechkraft der Kernlinse ein approximativer Wert von 6 Dioptrien übrig. Die Berechnung ergab den exakten Wert von 5,985 Dioptrien.

Der Totalindex einer solchen Linse ist 1,4085.

Nachdem die optischen Eigenschaften der reellen Kernlinse genügend bekannt waren, konnte GULLSTRAND dieses komplizierte System durch ein einfaches System, der *äquivalenten Kernlinse*, ersetzen. Diese Linse hat den Brechungsindex des Zentrums 1,406 und eine Dicke von 2,4187 mm; der Krümmungsradius der Vorderfläche ist 7,9108, der der Hinterfläche -5,7605 mm. Sie befindet sich innerhalb einer von den gewöhnlichen Linsenflächen gebildeten Linse, deren Brechungsindex gleich dem der Linsenpole 1,386 ist, und zwar so, daß der Abstand des vorderen Pols der äquivalenten Kernlinse vom vorderen Linsenpol 0,5460 mm beträgt. Abb. 62a zeigt einen Meridianschnitt durch das

¹ MATTHIESSEN, L.: Grundriß der Dioptrik geschichteter Linsensysteme usw., S. 185. Leipzig 1877 — Die neueren Fortschritte in unserer Kenntnis von dem optischen Bau des Auges der Wirbeltiere. Beitr. z. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. Festschrift für H. v. HELMHOLTZ S. 95, 96. 1891.

Hornhaut- und Linsensystem des schematischen Auges in Akkommodationsruhe in richtigem Verhältnis gezeichnet. CD ist die äquivalente Kernlinse, AB die von den wirklichen Linsenflächen gebildete Linse, in welcher die äquivalente Kernlinse liegt. H_1 und H_{11} sind die Hauptebenen des Gesamtauges. Die Brechkraft der äquivalenten Kernlinse ist ebenso groß wie die Brechkraft der reellen Kernlinse, d. h. sie beträgt 5,985 Dioptrien, und ihre Hauptpunkte fallen genau mit den beiden Hauptpunkten der reellen Kernlinse zusammen.

Für das ganze *Linsensystem* ergeben sich dann folgende Werte:

Brechkraft.	19,11	
Vordere Brennweite	— 69,908	mm
Hintere Brennweite	69,908	„
h_1	2,07792	„
h_{11}	— 1,39317	„

Die Abstände der Hauptpunkte sind von den entsprechenden Linsenflächen gerechnet. Da die Linse von zwei optisch gleichwertigen Medien begrenzt wird (Kammerwasser und Glaskörper) fallen die beiden Knotenpunkte mit den beiden Hauptpunkten zusammen.

Um das Hornhaut- und Linsensystem zum Vollsistem des schematischen Auges zusammenzusetzen, ist noch die Tiefe der Vorderkammer zu berücksichtigen. Der schematische Wert beträgt 3,1 mm. δ ist der durch den Index des Kammerwassers dividierte Abstand des zweiten Hauptpunktes des Hornhautsystems vom ersten Hauptpunkt des Linsensystems.

Als Werte für das Vollauge erhält man dann:

Brechkraft.	58,64	
Vordere Brennweite	— 17,055	mm
Hintere Brennweite	22,785	„
$h_1 =$	1,3986	mm
$h_{11} =$	— 4,071	„

wenn die Hauptpunktsabstände in der gewohnten Weise von den zugehörigen Hauptpunkten der Einzelsysteme gerechnet werden. In der Tabelle auf S. 92 sind die Werte übersichtlich zusammengestellt. Unter dem Ort eines Punktes wird wieder seine Entfernung vom Hornhautscheitel verstanden.

Unter Berücksichtigung der Aberration des im Auge gebrochenen Strahlenbündels (siehe optische Fehler) läßt GULLSTRAND die Netzhaut nicht mit der zweiten Brennebene zusammenfallen, sondern legt sie 0,387 mm vor diese, was einer axialen Refraktion von 1 Dioptrie Hyperopie entspricht (vgl. Refraktionsanomalien).

Den Ort der Knotenpunkte gibt GULLSTRAND nicht an. Da der Abstand des zweiten Knotenpunktes vom zweiten Brennpunkt dem absoluten Wert nach gleich der vorderen Brennweite ist, braucht man nur die vordere Brennweite vom zweiten Brennpunkt aus nach links abzutragen, um die Lage des zweiten Knotenpunktes zu finden. Da ferner der Abstand zwischen den beiden Knotenpunkten gleich dem Abstand zwischen den beiden Hauptpunkten ist, ist auch die Lage des ersten Knotenpunktes gegeben. Die Werte sind folgende:

Ort des ersten Knotenpunktes	7,078 mm,
„ „ zweiten „	7,332 mm.

In der Tabelle sind noch die Konstanten des *vereinfachten schematischen Auges* GULLSTRANDS angegeben. Die Hinterfläche der Hornhaut ist in diesem Schema nicht berücksichtigt, dafür ist der Krümmungsradius der äquivalenten Hornhautfläche um 0,1 mm größer, als der Wert des Radius der Vorderfläche der exakten schematischen Hornhaut beträgt. Dieses hat eine geringe Herabsetzung der Brechkraft gegenüber der Hornhautvorderfläche zur Folge, wodurch

Schematisches Auge von GULLSTRAND.

	Exakt		Vereinfachte	
	Akkommo- dationsruhe	max. Akkommo- dation	Akkommo- dationsruhe	max. Akkommo- dation
<i>Brechungsindex:</i>				
Hornhaut.	1,376	1,376		
Kammerwasser und Glaskörper	1,336	1,336	1,336	1,336
Linse.	1,386	1,386	1,413	1,424
Äquivalente Kernlinse	1,406	1,406		
<i>Ort:</i>				
Vordere Hornhautfläche	0	0	0	0
Hintere Hornhautfläche	0,5	0,5		
Vordere Linsenfläche	3,6	3,2		
Vordere Fläche der äquivalenten Kern- linse	4,146	3,8725		
Hintere Fläche der äquivalenten Kern- linse	6,565	6,5275		
Hintere Linsenfläche.	7,2	7,2		
Optisches Zentrum der Linse.			5,85	5,2
<i>Krümmungsradius:</i>				
Vordere Hornhautfläche	7,7	7,7		
Hintere Hornhautfläche	6,8	6,8		
Äquivalente Hornhautfläche			7,8	7,8
Vordere Linsenfläche	10	5,33...	10	5,33...
Vordere Fläche der äquivalenten Kern- linse	7,911	2,655		
Hintere Fläche der äquivalenten Kern- linse	-5,76	-2,655		
Hintere Linsenfläche.	-6	-5,33...	-6	-5,33...
<i>Brechkraft:</i>				
Vordere Hornhautfläche	48,83	48,83		
Hintere Hornhautfläche	-5,88	-5,88		
Äquivalente Hornhautfläche			43,08	43,08
Vordere Linsenfläche	5	9,375	7,7	16,5
Kernlinse.	5,985	14,96		
Hintere Linsenfläche.	8,33...	9,375	12,833...	16,5
<i>Hornhautsystem:</i>				
Brechkraft	43,05	43,05	43,08	43,08
Ort des ersten Hauptpunktes	-0,0496	-0,0496	0	0
Ort des zweiten Hauptpunktes	-0,0506	-0,0506	0	0
Vordere Brennweite	-23,227	-23,227	-23,214	-23,214
Hintere Brennweite	31,031	31,031	31,014	31,014
<i>Linsensystem:</i>				
Brechkraft	19,11	33,06	20,53	33
Ort des ersten Hauptpunktes	5,678	5,145	5,85	5,2
Ort des zweiten Hauptpunktes	5,808	5,255	5,85	5,2
Brennweite	69,908	40,416	65,065	40,485
<i>Vollsystem:</i>				
Brechkraft	58,64	70,57	59,74	70,54
Ort des ersten Hauptpunktes	1,348	1,772	1,505	1,821
Ort des zweiten Hauptpunktes	1,602	2,086	1,631	2,025
Ort des ersten Brennpunktes	-15,707	-12,397	-15,235	-12,355
Ort des zweiten Brennpunktes	24,387	21,016	23,996	20,963
Vordere Brennweite	-17,055	-14,169	-16,740	-14,176
Hintere Brennweite	22,785	18,930	22,365	18,938
Ort der Netzhautfovea.	24	24	24	24
Axiale Refraktion	+1,0	-9,6	0	-9,7
Ort des Nahepunktes		-102,3		-100,8

der geringen zerstreuenden Wirkung der Hinterfläche Rechnung getragen wird, indem auf diese Weise beide Systeme fast genau dieselbe Brechkraft erhalten. Die Brechkraft der Linse setzt sich unmittelbar aus der Summe der Brechkräfte ihrer Flächen zusammen, da die Dicke der Linse unberücksichtigt bleibt; der Ort der Hauptpunkte liegt für die Berechnungen im optischen Zentrum der Linse.

Die Größe des Netzhautbildes β , welches das schematische Auge von einem in großer Entfernung befindlichen Gegenstandes $PP' = a$ entwirft, wird durch den Strahl bestimmt, der von P' durch den vorderen Brennpunkt F' geht und deshalb nach der Brechung im Glaskörper parallel zur Achse verläuft (Abb. 74). Bezeichnet man den Winkel, den dieser Strahl mit der optischen Achse bildet mit ω_f , so ist

$$\beta = \operatorname{tg} \omega_f \cdot f_1,$$

d. h. man erhält die Bildgröße, indem man die Tangente des Brennpunktswinkels mit der vorderen Brennweite multipliziert.

Der kleinste Winkel, unter dem noch gerade zwei Punkte getrennt wahrgenommen werden, beträgt, wie experimentell festgestellt ist, eine Minute. Dieses entspricht im exakten schematischen Auge GULLSTRANDS einer Netzhautbildgröße von $\operatorname{tg} 1' = 0,00029 \cdot 17,055 \text{ mm} = 0,00496 \text{ mm}$. (Betreffs des Hauptpunktswinkels s. den Abschnitt Netzhautbildgröße und Sehschärfe S. 129.)

6. Das reduzierte Auge.

Die Konstruktion und Berechnung der Lage und Größe der Netzhautbilder wird wesentlich vereinfacht, wenn man die beiden Hauptpunkte und die beiden Knotenpunkte des schematischen Auges in einen Hauptpunkt bzw. in einen Knotenpunkt vereinigt. Diese Vereinfachung ist dadurch gestattet, daß die beiden Hauptpunkte bzw. die beiden Knotenpunkte im schematischen Auge sehr nahe beieinander liegen. Ein solches System hat dann nur noch einen Hauptpunkt und einen Knotenpunkt und ist somit identisch mit einer einzigen brechenden Kugelfläche, deren Scheitel im Hauptpunkt und deren Krümmungsmittelpunkt im Knotenpunkt liegt und die zwei Medien mit dem Index der Luft und des Glaskörpers voneinander trennt. Man bezeichnet ein solches vereinfachtes System als *reduziertes Auge* (LISTING¹). Denkt man sich zunächst die beiden Hauptpunkte bzw. Knotenpunkte so vereinigt, daß H_{11} nach H_1 und K_{11} nach K_1 fällt, so liegt der Scheitel der äquivalenten Kugelfläche in H_1 und ihr Krümmungsmittelpunkt in K_1 . Die Brennweiten bleiben die gleichen wie im schematischen Auge, nur mit dem Unterschied, daß auch F_{11} von H_1 aus gerechnet wird und dadurch um den Hauptpunktsabstand auf der optischen Achse nach links rückt. Führt man die Konstruktion in der früher angegebenen Weise für die äquivalente Kugelfläche durch, so ist die Größe des Bildes die gleiche wie die des schematischen Auges, nur liegt das Bild um den Hauptpunktsabstand zu weit links. Man müßte also, um exakt vorzugehen, das Bild noch um den genannten Abstand nach rechts verschieben. Da der Hauptpunktsabstand an und für sich sehr klein (0,254 mm) ist, kann dieser Betrag vernachlässigt werden. Noch geringer wird die Verschiebung des Bildabstandes, wenn man den Scheitel der Kugelfläche in die Mitte zwischen die beiden Hauptpunkte und den Krümmungsmittelpunkt in die Mitte zwischen die beiden Knotenpunkte legt.

Die Größe des Krümmungsradius der äquivalenten brechenden Fläche ergibt sich aus der Größe der Brennweiten des benutzten schematischen Auges und wird

¹ LISTING, J. B.: Dioptrik des Auges. Rudolph Wagners Handwörterbuch d. Physiol. mit Rücksicht auf physiol. Pathologie 4, 493. Braunschweig 1853.

durch Formel (5) berechnet, wonach dem absoluten Wert nach $r = f_{11} - f_1$ ist. Unter Benutzung des exakten schematischen Auges GULLSTRANDS ist $r = 5,67$ mm.

Wegen der großen Einfachheit der Zahlenwerte und der dadurch bedingten Übersichtlichkeit der Berechnungen mag noch besonders das *reduzierte Auge* von DONDERS¹ hervorgehoben werden. In diesem sind die Werte $f_1 = -15$ mm, $f_{11} = 20$ mm, $r = 5$ mm, $n = 1,33$; D somit 66,66 Dioptrien.

Die Pupille des reduzierten Auges wird in die Ebene in brechenden Flächen verlegt.

7. Das akkommodierende schematische Auge.

Über die anatomischen und physiologischen Vorgänge der Akkommodation hat v. HESS in einem besonderen Abschnitt dieses Handbuches berichtet. In folgendem sollen kurz diejenigen Veränderungen besprochen werden, die das Auge vom dioptrischen Standpunkt aus betrachtet bei der Akkommodation erfährt.

Die Akkommodation besteht in einer Erhöhung der Brechkraft des Auges. Sie dient im normalsichtigen (emmetropischen) Auge dazu, Gegenstände, die sich in verschiedener endlicher Entfernung vor dem Auge befinden, der Reihe nach auf der Netzhaut scharf abzubilden. Da das Auge in Akkommodationsruhe auf unendliche Entfernung eingestellt ist, vereinigen sich in diesem Zustand nur solche Strahlen auf der Netzhaut, die parallel auf die Vorderfläche der Hornhaut auffallen. Von der axialen Refraktion des exakten schematischen Auges GULLSTRANDS muß zunächst wegen der Übersichtlichkeit der Darstellung abgesehen werden. Die von einem in endlicher Entfernung vor dem Auge befindlichen Gegenstand ausgehenden Strahlen treffen divergent auf die Hornhaut und werden deshalb erst hinter der Netzhaut vereinigt. Bei optischen Instrumenten pflegt die Einstellung auf verschiedene Entfernungen dadurch ermöglicht zu werden, daß der Abstand zwischen Objektiv und Mattscheibe innerhalb genügend weiter Grenzen variiert werden kann. Beim menschlichen Auge ist der Abstand zwischen Hornhautscheitel und Netzhaut konstant; die Einstellung auf verschiedene Entfernungen erfolgt hier durch eine der Entfernung des Gegenstandes angepaßte Änderung der Brechkraft der Linse.

Als *Nahpunkt* bezeichnet man den Punkt, der bei maximaler Erhöhung der Brechkraft der Linse auf der Netzhaut abgebildet wird. Demgegenüber ist der *Fernpunkt* derjenige Punkt, auf den das Auge in Akkommodationsruhe eingestellt ist. Ersteren pflegt man als *Punctum proximum*, letzteren als *Punctum remotum* zu bezeichnen und die zugehörigen, vom ersten Hauptpunkt gerechneten Abstände mit p bzw. r zu benennen, wobei entgegengesetzt der früher besprochenen Vereinbarung r und p positiv gerechnet werden, wenn sich, wie im emmetropischen Auge, der Fernpunkt bzw. Nahpunkt *vor* dem Auge befindet, negativ dagegen, wenn die genannten Punkte *hinter* dem Auge liegen (siehe Refraktionsanomalien). Als *Akkommodationsbreite*² (A) bezeichnet man die in Dioptrien ausgedrückte Differenz zwischen dem reziproken Wert des Nahpunkt- und Fernpunktabstandes

$$(A) = \frac{1}{p} - \frac{1}{r}. \quad (15)$$

¹ DONDERS, F. C.: Die Anomalien der Refraction und Accommodation des Auges. 2. Abdruck S. 149. Wien 1888.

² DONDERS, F. C.: Die Anomalien der Refraction und Accommodation des Auges. 2. Abdruck S. 27. Wien 1888.

p und r müssen in Metern angegeben werden. Oder setzt man für $\frac{1}{p} = P$ und für $\frac{1}{r} = R$, so erhält die Gleichung die in der Ophthalmologie übliche Form

$$(A) = P - R. \quad (16)$$

Die Formel gilt für alle Refraktionszustände. Für das schematische emmetropische Auge lautet sie, da r unendlich ist

$$(A) = P,$$

d. h. die Akkommodationsbreite des emmetropischen Auges ist gleich dem in Dioptrien ausgedrückten Nahpunktsabstand.

Die Formveränderung, welche die Linse bei der Akkommodation gegenüber der ruhenden Linse erfährt, besteht der Hauptsache nach in einer Zunahme ihrer Dicke und in einer stärkeren Wölbung ihrer Vorderfläche. Demgegenüber ist die Wölbungszunahme der Hinterfläche der Linse nur sehr gering. Da der hintere Linsenpol bei der Akkommodation seine Lage nicht ändert, rückt der vordere Linsenpol um den Betrag der Dickenzunahme nach vorne; die Vorderkammer wird dementsprechend in den mittleren Teilen flacher. Durch Messen der Tiefe der Vorderkammer vor und nach der Akkommodationsbewegung läßt sich die Verschiebung des vorderen Poles und damit die Dickenzunahme der Linse ermitteln. Die Wölbungszunahme der Linsenflächen wird unter anderem auch dadurch nachgewiesen, daß die von ihren Flächen entworfenen Spiegelbildchen eines vor dem Auge befindlichen Lichtes während der Akkommodation kleiner werden; die genaue Größe der Krümmungsradien wird in der früher beschriebenen Weise aus der Größe der Bildchen bestimmt.

HELMHOLTZ¹ nahm die Untersuchungen an mehreren Versuchspersonen vor und fand als Durchschnittswert bei starker Akkommodation ein Vorrücken des vorderen Linsenpoles um 0,4 mm, was einer Dickenzunahme der Linse von 3,6 auf 4,0 mm entspricht. Der Radius der vorderen Linsenfläche betrug 6,0, der der Hinterfläche — 5,5 mm gegenüber einem Radius von 10,0 bzw. — 6,0 mm im Ruhezustand (s. die Tabelle auf S. 88).

Unter Beibehaltung der übrigen für das schematische Auge gültigen Werte berechnete HELMHOLTZ, daß ein solches Auge auf einen Gegenstand scharf eingestellt ist, der sich 130,09 mm vor dem Auge befindet; dieses entspricht einer auf den ersten Hauptpunkt bezogenen Zunahme der Brechkraft von 7,6 Dioptrien. Dieser Wert erscheint in Hinblick auf die starke Formveränderung der Linse, die der Berechnung zugrunde gelegt ist, sehr klein.

GULLSTRAND² bestimmte an einem 19jährigen Mann die Verschiebung des vorderen Linsenpoles und die Wölbungszunahme, indem er den zu Untersuchenden zuerst in die Ferne sehen ließ und dann aufforderte, eine 10 cm vor dem Auge befestigte Nadel zu fixieren. Auf diese Weise wurde zum erstenmal der Zusammenhang zwischen einem bestimmten Grad der Akkommodation und einer bestimmten Größe der Formveränderung geprüft; denn der von HELMHOLTZ ermittelte Nahpunktsabstand wurde aus der bei einer starken Akkommodation gefundenen Formveränderung der Linse unter Anwendung des Totalindex nachträglich berechnet. GULLSTRAND fand ein Vorrücken des vorderen Linsenpoles von 0,3—0,4 mm und eine Abnahme des Krümmungsradius der vorderen Fläche, deren Radius bei entspannter Akkommodation 10,34—10,43 mm betrug, auf 5,5—5,9 mm. Für die Konstruktion des exakten *schematischen* akkommodierenden Auges, dessen Radius für die Linsenvorderfläche in Akkommodationsruhe

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., I, 127. Hamburg u. Leipzig 1909.

² HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., I. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 327. Hamburg u. Leipzig 1909.

10 mm beträgt, nimmt er als schematischen Wert 5,33 mm und gibt diesen Wert auch dem Radius der hinteren Linsenfläche unter der Annahme, daß auch diese eine, wenn auch geringe Wölbungszunahme erfährt; auf experimentellem Wege ließ sich letztere nicht mit genügender Sicherheit feststellen. Die Linse des auf 10 cm Entfernung eingestellten schematischen Auges erhält auf diese Weise eine symmetrische Form, mit den Krümmungsradien $+5,33$ bzw. $-5,33$ mm. Für das Vorrücken des vorderen Poles wurde der HELMHOLTZsche Wert von 0,4 mm beibehalten.

Die Brechkraft einer solchen Linse beträgt, wie sich unter Berücksichtigung der Brechkraft der Hornhaut und unter Beibehaltung der Achsenlänge des schematischen Auges ergibt, approximativ 33 Dioptrien. Berechnet man in der gleichen Weise wie beim ruhenden schematischen Auge zunächst die Brechkraft der Linsenflächen, so erhält man für diese, wenn für den Brechungsindex der oberflächlichsten Linsenschicht an den Polen wieder 1,386 gesetzt wird, für jede Fläche 9,375 Dioptrien. Für die Brechkraft der Kernlinse bleibt somit noch ein Wert von annähernd 15 Dioptrien übrig. Mit Hilfe einer für die akkommodierende Linse berechneten Indicialgleichung wurden von GULLSTRAND wieder die Kurven konstruiert, in welchen die Isoindicialflächen für die Indices 1,386 und 1,404 von einer Meridianebene geschnitten werden. Abb. 61b¹ zeigt diese Linien, aus denen sich die Änderung der Indexvariation durch die Akkommodation gegenüber der ruhenden Linse deutlich erkennen läßt. Während die innere Linie sich stark der Kugelform genähert hat, ist die äußere Linie in dieser Hinsicht wenig geändert. Es folgt daraus, daß die Annäherung an die Kugelgestalt um so ausgesprochener wird, je näher die Isoindicialflächen am Linsenzentrum gelegen sind. Das Volumen des durch die Linsenflächen und die äußere, die Pole berührende Isoindicialfläche gebildeten Zwischenraumes und ebenso die von den Isoindicialflächen eingeschlossenen Volumina sind entsprechend einer an die Konstruktion gestellten Forderung in der ruhenden und akkommodierenden Linse gleich groß.

Durch die Formveränderung der Isoindicialflächen nimmt der Totalindex der Linse von 1,4085 im Ruhezustand auf 1,42625 im Akkommodationszustand zu; d. h. um einer Linse unter Beibehaltung ihrer akkommodativen Formveränderung die für die Nahpunktseinstellung notwendige Brechkraft zu geben, muß der Totalindex gegenüber der ruhenden Linse um 0,01775 erhöht werden.

GULLSTRAND² bezeichnet die von ihm gefundene Zunahme des Totalindex der akkommodierenden Linse, die sich, wie er betont, direkt aus der anatomischen Anordnung und der gegenseitigen Verschiebung der Linsenfasern ableiten läßt, indem die axipetale Verschiebung der einzelnen Teilchen gegen die Äquatorialebene zu immer größer und hier am stärksten in der Nähe der Achse wird, als den *intrakapsulären Akkommodationsmechanismus*. Diesem steht der bis dahin allein bekannte extrakapsuläre Akkommodationsvorgang gegenüber, der in der Formveränderung der Linse besteht und allein die Zunahme der Brechkraft der akkommodierenden Linse erklären mußte. Daß man auf diese Weise früher zu falschen Resultaten hinsichtlich des Zusammenhanges der Größe der Akkommodation und der Formveränderung der Linse kam, und zwar in dem Sinne, daß erstere zu klein ausfallen mußte, ist aus dem Gesagten erklärt. Die große Zunahme der Brechkraft der akkommodierenden Linse trotz ihrer verhältnismäßig geringen Formveränderung läßt sich nur durch das Hinzukommen des

¹ Nach HELMHOLTZ-GULLSTRAND: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., I. S. 331, Abb. 134. Hamburg und Leipzig 1909.

² HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., I. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 333. — GULLSTRAND, A.: Wie ich den intrakapsulären Akkommodationsmechanismus fand. Nobelvortrag. Arch. Augenheilk. 72, 3—4, 169 (1912).

intrakapsulären Akkommodationsmechanismus erklären, der eine Erhöhung des Totalindex der akkommodierenden Linse bewirkt.

GULLSTRAND berechnete eine für das exakte schematische akkommodierende Auge äquivalente Kernlinse, d. h. eine aus einem homogenen Medium bestehende Linse, die die gleiche Brechkraft und dieselbe Lage der Hauptpunkte besitzt, wie die aus der Linsensubstanz gebildete reelle Kernlinse. Die genaue Brechkraft der letzteren berechnete GULLSTRAND zu 14,96 Dioptrien. Sie läßt sich durch eine symmetrische Linse ersetzen, wenn man dieser wieder den Brechungsindex des Linsenzentrums 1,406, eine Dicke von 2,655 mm und einen Radius von $\pm 2,655$ mm gibt; diese *äquivalente* akkommodierende Kernlinse liegt in der Mitte einer aus den Linsenflächen gebildeten ebenfalls symmetrischen Linse mit den Krümmungsradien $\pm 5,33$ mm, dem Brechungsindex 1,386 und dem Durchmesser von 4,0 mm. Die Brechkraft der äquivalenten Kernlinse beträgt 14,96 Dioptrien. Für die Brechkraft der ganzen akkommodierenden Linse erhält man dann den Wert von 33,06 Dioptrien. Der erste Hauptpunkt liegt 1,945 mm rechts von der vorderen Linsenfläche und der zweite Hauptpunkt um denselben Betrag links von der hinteren Linsenfläche; die Brennweite beträgt 40,416 mm. Abb. 62 b zeigt die Hornhaut und die äquivalente Kernlinse des akkommodierenden Auges.

Fügt man dieses System an Stelle der ruhenden Linse in das exakte schematische Auge ein, und zwar so, daß entsprechend dem experimentell gemessenen Betrag der Abstand zwischen Hornhautscheitel und vorderem Linsenpol 3,2 mm beträgt, dann erhält man durch Kombination des Hornhaut- und Linsensystems das exakte schematische akkommodierende Auge, das eine Brechkraft von 70,57 besitzt. Auf S. 92 sind die Konstanten dieses Auges in einer Tabelle wiedergegeben. Die Berechnung der axialen Refraktion A erfolgt durch die Formel $A = B - D$, woraus sich für A ein Wert von $-9,6$ Dioptrien ergibt. Der Nahpunktsabstand a ist $-104,166$ mm.

In der Tabelle sind noch die Werte für ein vereinfachtes schematisches akkommodierendes Auge angegeben, bei welchem wieder die Hornhaut- bzw. die Linsenflächen als aneinanderliegend angenommen werden.

Da die axiale Refraktion des ruhenden exakten schematischen Auges $+1,0$ und die des akkommodierenden Auges $-9,6$ Dioptrien ist, ergibt sich durch Einsetzen dieser Werte (unter Berücksichtigung, daß, wie schon erwähnt, hier ausnahmsweise die vor dem Auge befindlichen Entfernungen positiv gerechnet werden) in die Gleichung $(A) = P - R$ eine Akkommodationsbreite von $(A) = 9,6 - (-1,0) = 10,6$ Dioptrien.

Die Akkommodationsbreite ist in den ersten Lebensjahren am größten (15–20 Dioptrien) und nimmt von da an ständig ab, um schließlich nach dem 70. Lebensjahr gleich Null zu werden. Die Ursache hierfür liegt in einer während des ganzen Lebens gleichmäßig abnehmenden Weichheit der Linse; die Zunahme der Konsistenz beginnt in den mittleren Teilen und schreitet von dort gegen die Peripherie fort (s. S. 84). In der Tabelle (nach DONDERS¹) ist die Akkommodationsbreite für die verschiedenen Lebensalter angegeben.

Lebensalter in Jahren	Akkommoda- tionsbreite in Dioptrien	Lebensalter in Jahren	Akkommoda- tionsbreite in Dioptrien	Lebensalter in Jahren	Akkommoda- tionsbreite in Dioptrien
10	14	30	7	55	1,75
15	12	35	5,5	60	1
20	10	40	4,5	65	0,5
25	8,5	45	3,5	70	0,25
		50	2,5		

¹ DONDERS, C.: Die Anomalien der Refraction und Accommodation des Auges. 2. Abdruck 173, 175. Wien 1888.

Sobald die Akkommodationsbreite weniger als 4 Dioptrien beträgt, treten bei feineren Naharbeiten Beschwerden auf, da der Nahpunkt über die deutliche Sehweite hinausrückt. Man versteht unter letzterer eine Entfernung von 25 cm, weil wir gewohnt sind, z. B. beim Lesen kleiner Druckschrift, diesen Abstand einzuhalten. Die im höheren Alter aus Mangel an genügendem Akkommodationsvermögen auftretende Unfähigkeit, in der Nähe deutlich zu sehen, wird als *Alterssichtigkeit* oder *Presbyopie* bezeichnet. Dieser Zustand beginnt normalerweise, wie die Tabelle zeigt, mit dem 45. Lebensjahr. Die Presbyopie wird durch ein Konvexglas (Lesebrille) ausgeglichen, welches zuerst eine Brechkraft von $+0,75$ bis $+1,0$ Dioptrien hat und dann etwa alle 5 Jahre um den Betrag von 0,75 Dioptrien verstärkt wird, bis schließlich mit Aufhören des Akkommodationsvermögens etwa im 65. Lebensjahr, ein Dauerzustand eintritt; die Brille hat dann eine Brechkraft von 4 Dioptrien erreicht.

8. Die Pupille des schematischen Auges.

Die Pupille ist die Blende des optischen Systems des Auges, durch welche die Begrenzung des abbildenden Strahlenbündels erfolgt. Betrachtet man ein Auge von vorne, so sieht man, wie schon erwähnt wurde, die Pupille nicht in ihrer wirklichen GröÙe und in ihrer richtigen Lage, sondern, so wie sie durch

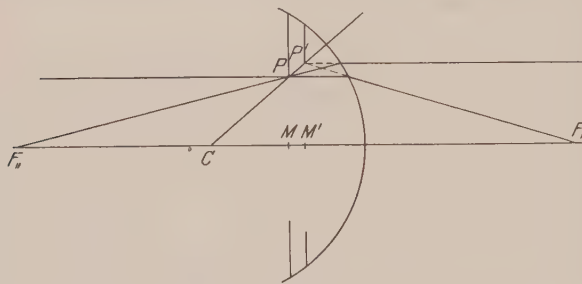


Abb. 63. Geometrische Konstruktion der Eintrittspupille.

die Hornhaut und das Kammerwasser abgebildet wird. Man bezeichnet dieses virtuelle Bild der Pupille als *Eintrittspupille*. Die Lage und GröÙe der Eintrittspupille läÙt sich durch Konstruktion (Abb. 63) oder durch Berechnung finden. Der Einfachheit halber wird dabei das Hornhautsystem durch die äquivalente Hornhautfläche ersetzt.

Es seien F_1 und F_{11} die Brennpunkte der äquivalenten Hornhautfläche (wegen der Übersichtlichkeit sind die GröÙenverhältnisse von der Wirklichkeit stark abweichend gezeichnet), P sei ein Punkt des Pupillarrandes. Der durch F_{11} gehende Strahl $F_{11}P$ verläÙt das Auge nach der Brechung an der Hornhaut parallel zur Achse. Ein anderer Strahl, der innerhalb des Auges durch P und parallel zur Achse verläuft, geht nach der Brechung an der Hornhaut durch den vorderen Brennpunkt F_1 . Der Schnittpunkt P' der beiden rückwärts verlängerten (punktirt gezeichneten) Strahlen ist der virtuelle Bildpunkt von P . Es ist noch die Richtung eines dritten Strahles bekannt, und zwar desjenigen Strahles, der vom Krümmungsmittelpunkt C nach P gerichtet ist; er geht ungebrochen durch die Hornhaut hindurch und ebenfalls durch P' .

Zur Berechnung der Lage der Eintrittspupille dient die allgemeine Abbildungsformel

$$\frac{n_{11}}{b} - \frac{n_1}{a} + D,$$

worin a den wirklichen und b den gesuchten scheinbaren Abstand der Pupille vom Hornhautscheitel bedeutet; D ist die Brechkraft der äquivalenten Hornhautfläche. Da sich das Licht stets von links nach rechts bewegen soll, ist das untersuchte Auge nach rechts gerichtet. Demnach ist a negativ, n_1 bedeutet den Index des Kammerwassers und n_{11} den Index der Luft.

Es ist

$$a = -0,0036, \quad n_1 = 1,336, \quad n_{11} = 1,0, \quad D = 43,08.$$

Setzt man wieder für

$$\frac{n_{11}}{b} = B \quad \text{und} \quad \frac{n_1}{a} = A,$$

so ist

$$B = -371,11 + 43,08 = -328,03.$$

b ist somit $-0,003048$; d. h. die Eintrittspupille liegt $0,552$ mm vor der wirklichen Pupille.

Hinsichtlich der Vergrößerung verhält sich die Eintrittspupille $P'P'$ zur wirklichen Pupille PP wie die Abstände ihrer Mittelpunkte M bzw. M' vom Krümmungsmittelpunkt der äquivalenten Hornhautfläche

$$\frac{PP}{P'P'} = \frac{CM}{CM'} = \frac{4,2}{4,75} = \frac{1}{1,13},$$

d. h. die Eintrittspupille ist um ungefähr $\frac{1}{8}$ größer als die wirkliche Pupille.

Im exakten Auge GULLSTRANDS liegt die Eintrittspupille $3,047$ mm hinter dem Hornhautscheitel (v. ROHR¹).

Durch die Eintrittspupille wird die Größe des von einem Objektpunkt durch die Pupille gelangenden Strahlenbündels bestimmt. So gehen z. B. von den von F_1 aus auf die Hornhaut auftreffenden Strahlen (Abb. 63) nur diejenigen durch die Pupille hindurch, die vor der Brechung nach einem Punkt der Eintrittspupille gerichtet sind; die Begrenzung des abbildenden Strahlenkegels erfolgt durch die vor der Brechung nach dem Rande der Eintrittspupille hinzielenden Strahlen. Diese gehen nach der Brechung durch den entsprechenden Punkt des wirklichen Pupillarrandes.

Die Lage der Eintrittspupille ist daher für die Größe des Gesichtsfeldes maßgebend. Denn von allen Punkten, von denen aus die Eintrittspupille gesehen werden kann, gelangen Strahlen durch die wirkliche Pupille. Betrachtet man z. B. ein Auge von der temporalen Seite unter einem Winkel von 90° , so ist die Eintrittspupille noch sichtbar. Dieses kommt dadurch zustande, daß sich die Eintrittspupille bei seitlicher Betrachtung schräg zur optischen Achse des Auges stellt, indem der dem Beobachter gegenüberliegende nasale Rand der Eintrittspupille stärker nach vorne rückt.

Auch diese Schrägstellung der Eintrittspupille läßt sich leicht durch Konstruktion ermitteln, wenn man vom Beobachtungspunkt aus eine Gerade durch den Krümmungsmittelpunkt der als sphärisch angenommenen äquivalenten Hornhautfläche zieht und diese als optische Achse für die auf der oben angegebenen Weise auszuführende Konstruktion nimmt.

Die *Austrittspupille* ist das durch die Linse entworfene Bild der Pupille, also so wie die Pupille vom Glaskörper aus gesehen erscheinen würde. Die Austrittspupille ist maßgebend für die Begrenzung des nach erfolgter Brechung aus der Hinterfläche der Linse in den Glaskörper austretenden Strahlenbündels. Die Konstruktion und Berechnung erfolgt in derselben vereinfachten Weise, wie dies für die Eintrittspupille gezeigt wurde, wenn angenommen wird, daß die Pupille in der vorderen Linsenfläche liegt, so daß von der brechenden Wirkung der letzteren abgesehen werden kann. Im exakten schematischen Auge liegt die Austrittspupille $0,067$ mm hinter der Pupille (v. ROHR).

Dadurch, daß die Pupille weiter zurückliegt als eine durch die Basis der durchsichtigen Hornhaut gelegte Ebene, ist die Begrenzung des temporalen Gesichtsfeldes um einen geringen Betrag von der Pupillenweite abhängig. Der

¹ ROHR, M. v.: Zur Dioptrik des Auges. Erg. Physiol. 1909, 549.

äußerste Strahl, der von der temporalen Seite noch durch die Pupille hindurchtreten kann, ist derjenige, der vor der Brechung vom temporalen Rand der Hornhaut nach dem nasalen Rand der Eintrittspupille gerichtet ist und deshalb nach der Brechung den temporalen Rand der Hornhaut mit dem nasalen Rand der wirklichen Pupille verbindet. Da der Verlauf des gebrochenen Strahles bekannt ist, läßt sich die Richtung des zugehörigen einfallenden Strahles leicht durch die auf S. 71 angegebene Konstruktion ermitteln. Abb. 64a und b zeigen das hier Gesagte bei zwei extremen Pupillenweiten; man erkennt deutlich, wie bei weiter Pupille ein von einem seitlich noch weiter zurück gelegenen Objektpunkt ausgehender Strahl bei der Abbildung wirksam ist, der bei enger Pupille durch die Iris abgeblendet wird. Durch das Vorrücken des vorderen Linsen-

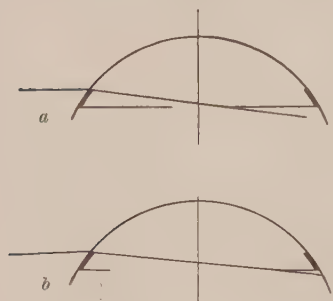


Abb. 64. Einfluß der Pupillenweite auf das periphere Gesichtsfeld.

poles bei der Akkommodation werden die mittleren Teile der Iris nach vorne geschoben und dadurch die Abhängigkeit des temporalen Gesichtsfeldes von der Pupillenweite nahezu aufgehoben.¹

Wie schon erwähnt wurde, liegt die Pupille des reduzierten Auges in der Ebene der brechenden Fläche.

Die ersten Versuche, die Brechkraft der Hornhaut dadurch auszuschalten, daß man die vor der Hornhaut befindliche Luft durch ein Medium mit gleichem Index wie den der Hornhaut ersetzt, um auf diese Weise die vorderen Teile des Auges in ihrer richtigen Lage und Größe zu sehen, wurden von CZERMAK² unternommen. Sein Apparat be-

stand der Hauptsache nach aus zwei kleinen rechtwinklig zueinander stehenden senkrecht gestellten Glasplatten, von denen die eine vor, die andere an die temporale Seite des untersuchten Auges angebracht wurde. Der Raum zwischen Auge und Glasplatten konnte nach geeignetem Abdichten mit Wasser gefüllt werden. Da der Index des Wassers nahezu dem der Hornhaut gleichkommt, gelang es auf diese Weise zum erstenmal, die Vorderkammer und die Iris in ihrer wirklichen Lage und Größe zu sehen. CZERMAK bezeichnet deshalb seinen kleinen Apparat als Orthoskop.

In neuerer Zeit hat insbesondere KOEPPE³ durch seine Vorschaltkammer in dieser Richtung weitgehende Untersuchungsmethoden ausgearbeitet. Ein dem Kammerwasser optisch gleichwertiges Medium erhält man, wenn man zu 100 g physiologischer Kochsalzlösung 8—12 Tropfen reines Glycerin beimengt.

Auch in therapeutischer Hinsicht kann man unter Umständen versuchen, die Brechkraft der Hornhautvorderfläche auszuschalten, und zwar dann, wenn die Wölbung infolge krankhafter Prozesse unregelmäßig geworden und damit keiner Gläserkorrektur zugänglich ist (z. B. Keratokonus, Astigmatismus irregularis nach oberflächlichen Geschwüren oder Verletzungen). Man bringt zwischen Lid und Augapfel eine sehr dünne, im Bereich der Hornhaut durchsichtige sphärisch geschliffene Glasschale; der Zwischenraum zwischen Auge und Prothese füllt sich mit Tränenflüssigkeit, so daß die Brechung an der Hornhautvorderfläche nahezu ausgeschaltet wird und diese an der Vorderfläche des Kontaktglases erfolgt. Die Gläser können in günstigen Fällen ohne Cocain mehrere Stunden getragen werden. (FICK⁴, v. ROHR⁵, STOCK⁶).

¹ Vgl. H. HELMHOLTZ: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., 1, 75. Hamburg u. Leipzig 1909.

² CZERMAK, J.: Prag. Vjschr. prakt. Heilk. 32, 154 (1851).

³ KOEPPE, L.: Die Mikroskopie des lebenden Auges. Berlin 1920.

⁴ FICK, A. E.: Eine Kontaktbrille. Klin. Mbl. Augenheilk. 18, 279 (1888).

⁵ ROHR, M. v.: Die Brille als optisches Instrument, 3. Aufl., 14. Berlin 1921.

⁶ STOCK, W.: Über Korrektion des Keratokonus durch verbesserte geschliffene Kontaktgläser. Ber. üb. d. 42. Vers. d. dtsch. ophthalm. Ges. Heidelberg 1920, S. 352.

LOHNSTEIN¹, der selbst an Keratokonus (kegelförmige Vorwölbung der mittleren Hornhautteile) beider Augen litt, konstruierte eine auf dem Prinzip des Orthoskops beruhende, mit Wasser gefüllte Kammer, deren vordere Wand durch eine die Brechkraft der Hornhaut ersetzende plankonvexe Glaslinse gebildet wurde. Eine praktische Bedeutung hat dieser Apparat (Hydrodiaskop) nicht erlangt.

Abbildungstiefe des Auges. Wenn ein schematisches Auge vermöge seiner Akkommodation auf einen in endlicher Entfernung vor dem Auge gelegenen Achsenpunkt *P* eingestellt ist, entsteht von *P* auf der Netzhaut eine punktförmige Abbildung. Alle übrigen in der optischen Achse gelegenen Punkte werden dagegen in Zerstreuungskreisen abgebildet, da die von näher als *P* gelegenen Punkten ausgehenden Strahlen sich erst hinter der Netzhaut schneiden, während die von weiter entfernt gelegenen Achsenpunkten kommenden Strahlen ihren Schnittpunkt schon vor der Netzhaut haben. Die Größe des Zerstreuungskreises ist unter sonst gleichen Bedingungen in einem und demselben Auge nur von der Pupillenweite abhängig, und zwar ist sie dieser direkt proportional. Nun stellt aber die Netzhaut in der Flächenausdehnung keine homogene lichtempfindliche Schicht dar, sondern die lichtempfindlichen Elemente sind die nebeneinander gelegenen Zäpfchen der Fovea. Deshalb wird ein auf der Netzhaut entstehender Zerstreuungskreis, solange er nicht eine bestimmte Größe überschreitet, als punktförmige Abbildung empfunden. Es werden daher auch noch Objektpunkte scharf gesehen, die um einen bestimmten Betrag vor und hinter dem fixierten Punkt gelegen sind. Die Summe aller dieser Punkte, die zusammen ein Stück der optischen Achse bilden, bezeichnet man als *Akkommodationslinie* CZERMAK². Die Länge dieser Linie ist nicht bei allen Einstellungen die gleiche, sondern sie nimmt bei gleich bleibender Pupillenweite mit dem Abstand des fixierten Punktes prozentual rasch zu. Praktisch werden die Werte allerdings insofern eine Verschiebung zugunsten nähergelegener Punkte erfahren, als die Abbildungstiefe bei geringen Objektabständen durch die mit der Akkommodation einhergehende Verengung der Pupille größer wird.

Je nach den Werten, die man dem Durchmesser des größten Zerstreuungskreises gibt, bei welchem gerade noch eine punktförmige Abbildung wahrgenommen wird, und je nach der angenommenen Pupillenweite weichen die Werte für die Akkommodationslinie mehr oder weniger voneinander ab. v. ROHR³ legte seinen Berechnungen einen Pupillendurchmesser

Objekt- entfernung cm	Vordertiefe cm	Hintertiefe cm	Gesamt- tiefe cm
—10	0,14	0,15	0,29
—20	0,57	0,60	1,17
—30	1,25	1,37	2,62
—40	2,20	2,47	4,67
—50	3,39	3,92	7,31
—60	4,82	5,73	10,55
—70	6,47	7,93	14,40
—80	8,34	10,53	18,87
—90	10,42	13,55	23,97
—100	12,70	17,02	29,72
—500	210,5	1333,0	1543,5
—1000	407,4	—2200,5	∞

von 2 mm und einen Durchmesser des Zerstreuungskreises von 0,00487 mm zugrunde. Letzterer Wert entspricht etwa dem kleinsten Gesichtswinkel (1 Minute) bzw. dem kleinsten Netzhautbild, bei welchem erfahrungsgemäß zwei nebeneinander gelegene Objektpunkte eben noch getrennt wahrgenommen werden können. Die sich hieraus ergebenden Werte sind aus der Tabelle ersichtlich. Als Vorder- bzw. Hintertiefe bezeichnet man den vor bzw. hinter dem fixierten Punkt gelegenen Teil der Akkommodationslinie.

¹ LOHNSTEIN, TH.: Zur Gläserbehandlung des unregelmäßigen Hornhautastigmatismus. Klin. Mbl. Augenheilk. **34**, 405 (1896).

² CZERMAK, J.: Verh. physik.-med. Ges. Würzburg **1**, 184. Erlangen 1850.

³ ROHR, M. v.: Zur Dioptrik des Auges. Erg. Physiol. **1909**, 555.

Die von v. ROHR hierfür mit genügender Genauigkeit berechnete Formel lautet (wenn die bisher benützten üblichen Bezeichnungen beibehalten werden) für die Vorder- bzw. Hintertiefe:

$$z = p \frac{b}{n} \left(\frac{1}{a} - \frac{1}{a_1} \right) \quad \text{bzw.} \quad z = p \frac{b}{n} \left(\frac{1}{a_2} - \frac{1}{a} \right),$$

wenn z den Durchmesser des Zerstreuungskreises ($= 0,00487 \text{ mm}$) und p den Durchmesser der Pupille ($= 2 \text{ mm}$) bedeutet. b ist wie immer der Abstand der Netzhaut vom zweiten Hauptpunkt, der (ohne Berücksichtigung der akkommodativen Verschiebung des zweiten Hauptpunktes) konstant zu $22,4 \text{ mm}$ angenommen wird und $n = 1,336$. a ist der Abstand des fixierten Punktes, a_1 bzw. a_2 sind die gesuchten Abstände des dem Auge am nächsten bzw. am entferntesten gelegenen Punktes, der bei gegebener Entfernung a gerade noch scharf gesehen werden kann. Setzt man also für a der Reihe nach die in der ersten Spalte angegebenen Objektentfernungen in die beiden Gleichungen ein, so ergeben sich aus den für a_1 bzw. a_2 berechneten Werten die Vordertiefe ($a - a_1$) bzw. die Hintertiefe ($a_2 - a$).

Da, wie die Formel zeigt, die Größe des Zerstreuungskreises der Länge des reduzierten Auges direkt proportional ist, hat dieses durch seinen auch bei der Naheinstellung unverändert bleibenden sehr kurzen Bau hinsichtlich der Abbildungstiefe einen großen Vorteil gegenüber den optischen Instrumenten.

9. Die optische Achse und die Visierlinie.

Da das Auge nicht genau zentriert ist, gibt es keine wirkliche *optische Achse*, sondern man wählt hierzu nach dem Vorschlage GULLSTRANDS¹ am zweckmäßigsten diejenige Hornhautnormale, die durch die Mitte der Pupille geht. Als *Visier-*

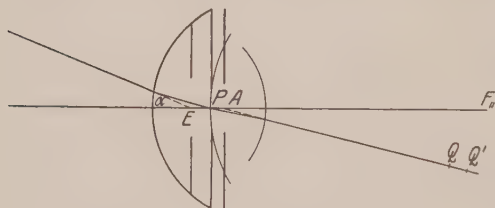


Abb. 65. Verlauf der Visierlinie.

linie wird derjenige Strahl bezeichnet, der vom Fixierungspunkt nach der Mitte der Eintrittspupille (E) gerichtet ist (Abb. 65); er geht nach der Brechung an der Hornhaut durch die Mitte der wirklichen Pupille (P) und verläuft nach der Brechung durch die Linse von der Mitte der Austrittspupille (A) zur Fovea. Für gewöhnlich fällt die Visierlinie nicht mit der optischen Achse zusammen,

sondern sie schneidet diese in der Mitte der Pupille. In den meisten Augen verläuft die optische Achse von temporal und etwas unten nach nasal und etwas oben, so daß die Netzhaut in einem Punkt getroffen wird, der nasal und etwas oberhalb der Fovea liegt. Den Winkel, den der extraokulare Teil der Visierlinie mit der optischen Achse bildet und dessen Scheitel in der Mitte der Eintrittspupille liegt, bezeichnet man mit α . GULLSTRAND nimmt für diesen Winkel den schematischen Wert von 5° an. In der geometrischen Optik wird allgemein als Hauptstrahl eines Bündels derjenige Strahl bezeichnet, der von einem Objektpunkt nach der Mitte der Eintrittspupille gerichtet ist. Die Visierlinie wird also durch den Hauptstrahl des vom Fixierungspunkt ausgehenden Strahlenbündels gebildet; ihr Verlauf entspricht dem wirklichen Weg, den der Hauptstrahl beim Durchgehen durch das Auge infolge der Brechung einschlägt.

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., 1. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 270. Hamburg u. Leipzig 1909.

Die *Richtungslinie* ist diejenige Linie, die vom Objektpunkt durch den Knotenpunkt des reduzierten Auges geht; verbindet sie den Objektpunkt mit der Fovea, so nennt man sie *Gesichtslinie* (HELMHOLTZ¹).

Die *Blicklinie* verbindet den Fixierungspunkt mit dem Drehpunkt des Auges, von dem dabei angenommen wird, daß er auf der optischen Achse liegt. Im exakten schematischen Auge liegt der Drehpunkt etwa 13,5 mm hinter dem Hornhautscheitel.

Als Winkel γ bezeichnet man den Winkel, den die Blicklinie mit einer durch die Mitte der Hornhautbasis gehenden Hornhautnormalen bildet. An Stelle des Winkels γ setzt man nach GULLSTRAND zweckmäßiger den Winkel α , den die Visierlinie mit der optischen Achse bildet (Abb. 65) und der leicht zu bestimmen ist. Betrachtet man ein Auge von vorne, so wird die scheinbare Einstellung desselben durch die Richtung der optischen Achse bestimmt und nicht durch den Verlauf des extraokularen Teiles der Visierlinie. Da die optische Achse in ihrem extraokularen Teil in den meisten Augen temporal zur Visierlinie verläuft, kann bei einem großen Winkel α eine Schielstellung nach außen vorgetäuscht werden.

10. Die optischen Fehler des Auges.

Unter den optischen Fehlern des Auges versteht man zusammenfassend diejenigen Mängel des dioptrischen Apparates eines normalen Auges, durch welche das Zustandekommen einer punktförmigen Abbildung gestört wird. Da man im Gesichtsfeld nur einen Punkt, den Fixierungspunkt, deutlich sieht, während die weiter peripher gelegenen Punkte schon infolge der geringeren Empfindlichkeit der Netzhaut undeutlich erscheinen, beschränken sich die folgenden Betrachtungen auf diejenigen Störungen, denen das vom Fixierungspunkt zur Fovea gelangende Bündel im normalen Auge unterliegt.

Wie schon in der Einleitung betont wurde, erfolgt eine punktuelle Abbildung nur dann, wenn das in Frage kommende optische System zentriert ist und nur Nullstrahlen bei der Abbildung wirksam sind. Beide Bedingungen sind für das Auge nicht erfüllt. Unter einem zentrierten System versteht man ein solches, bei welchem die brechenden Flächen Kugelflächen sind und die Mittelpunkte dieser Flächen in einer geraden Linie, der optischen Achse des Systems liegen. Das Auge ist kein zentriertes System, da erstens von den brechenden Flächen zum mindesten die Hornhautvorderfläche keine Kugelfläche ist und zweitens die Hornhaut und die Linse keine gemeinsame optische Achse haben; dazu kommt noch die Tatsache, daß auch bei Annahme einer gemeinsamen optischen Achse die Fovea gewöhnlich außerhalb dieser Achse gelegen ist. Des weiteren ist die Pupille im Verhältnis zu den Krümmungsradien der brechenden Flächen viel zu weit, um nur Nullstrahlen, d. h. Strahlen durchzulassen, die mit der optischen Achse kleine Winkel bilden und nahezu senkrecht auf die Hornhaut auffallen. Die gerade hieraus sich ergebenden dioptrischen Verhältnisse sind für den Verlauf des im Auge gebrochenen Strahlenbündels von ausschlaggebender Bedeutung.

Sieht man zunächst von der Verschiedenheit der einzelnen Lichter und damit von den Erscheinungen der chromatischen Aberration ab, so kann man der Hauptsache nach vier Ursachen der *monochromatischen Aberration* für das Nichtzustandekommen einer punktuellen Abbildung auf der Fovea unterscheiden. Es sind dieses 1. die sphärische Aberration infolge der Weite der Pupille, 2. das Abweichen der Hornhautvorderfläche von der Kugelgestalt, 3. die Neigung der

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., 1, 78. Hamburg u. Leipzig 1909.

Visierlinie zur optischen Achse, 4. die Beugung des Lichtes am Pupillenrand. Es empfiehlt sich, die einzelnen hier angeführten optischen Fehler zunächst getrennt zu behandeln unter der Annahme, daß das Auge jeweils nur mit einem der genannten Fehler behaftet ist und dann erst auf den wirklichen Verlauf des gebrochenen Strahlenbündels einzugehen.

Die Störungen, die dadurch entstehen, daß in einem zentrierten optischen System bei der Abbildung eines in der Achse gelegenen Punktes P nicht nur Nullstrahlen wirksam sind, sondern auch solche Strahlen, die mit der Achse einen endlichen Winkel bilden, bezeichnet man als *sphärische Aberration*. Diese ist dadurch charakterisiert, daß die an einer Kugelfläche gebrochenen Strahlen auf der optischen Achse keinen gemeinsamen Schnittpunkt haben, sondern der Vereinigungspunkt der Nullstrahlen liegt weiter vom Scheitel der Kugelfläche entfernt als die Schnittpunkte der peripher auffallenden Strahlen, und zwar rücken diese Punkte um so näher an den Scheitel der Kugelfläche heran, je peripherer die Strahlen auffallen. Die Strecke cF_{11} (Abb. 66) heißt die *sphärische Längsaberration*. Jeder gebrochene Strahl wird von dem ihm unmittelbar benachbarten Strahl geschnitten; der geometrische Ort aller Durchschnittpunkte heißt

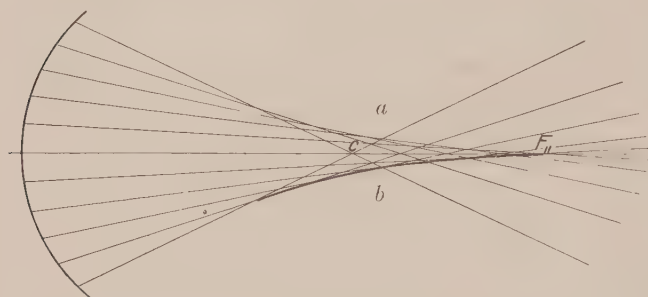


Abb. 66. Sphärische Aberration.

die *kaustische Fläche*. Diese wird von sämtlichen gebrochenen Strahlen tangiert und durch eine Meridianebene in den beiden kaustischen Linien geschnitten. Bei den bisherigen Besprechungen wurde für parallel einfallende Strahlen immer der Schnittpunkt F_{11} der Nullstrahlen,

als Bildpunkt betrachtet; für die Beurteilung der wirklichen Verhältnisse des im Auge gebrochenen Strahlenbündels wird es notwendig sein, an Stelle des Brennpunktes den Ort des dünnsten Querschnittes ab des gebrochenen Strahlenbündels zu nehmen.

Die Größe der Längsaberration eines auf die äquivalente Hornhautfläche *parallel* auffallenden Bündels hängt von der Pupillenweite ab und läßt sich aus der Formel

$$cF_{11} = \frac{r^2}{2n(n-1)R}$$

berechnen, wenn r den Radius der Pupille und R den Radius der äquivalenten Hornhautfläche bedeutet. Führt man die Rechnung für einen Pupillendurchmesser von 4 mm durch, was ungefähr der optischen Zone der wirklichen Hornhaut entspricht, so erhält man $cF_{11} = 0.571$ mm. Da die Entfernung des Ortes des kleinsten Querschnittes vom Brennpunkt F_{11} annähernd $\frac{2}{3} cF_{11}$ beträgt, liegt im gewählten Beispiel der dünnste Querschnitt 0,428 mm vor dem Brennpunkt. Bezieht man den Refraktionswert der äquivalenten Hornhautfläche auf den kleinsten Querschnitt anstatt wie bisher auf den hinteren Brennpunkt, so beträgt dieser

$$1000 D = \frac{1,336}{31,014 - 0,428} = 43,68$$

anstatt 43,08 Dioptrien. Der auf den kleinsten Querschnitt bezogene Refraktionswert ist größer als die bisher definierte Brechkraft und wächst mit der Weite der Pupille,

Verfolgt man den Verlauf eines parallel zur Achse auf die wirkliche Hornhaut auffallenden Strahlenbündels nach der Brechung (von der Hinterfläche der Hornhaut sei abgesehen), so findet innerhalb der optischen Zone in jedem Meridianschnitt eine sphärische Aberration in der oben angegebenen Weise statt (Abb. 66). Bei der normalen Pupillenweite von ca. 4 mm pflegt diese Form der sphärischen Aberration die Regel zu sein. Bei maximaler Pupillenweite rücken jedoch durch die Beteiligung der die optische Zone umgrenzenden abgeflachten und daher wenig stark brechenden peripheren Teile der Hornhaut die Vereinigungspunkte der gebrochenen Strahlen wieder weiter vom Hornhautscheitel ab, und zwar um so mehr, je weiter peripherwärts die Brechung erfolgt. Die sphärische Aberration wird allgemein als positiv bezeichnet, wenn der Vereinigungspunkt der peripheren Strahlen näher am Scheitel der brechenden Fläche liegt als der Vereinigungspunkt der Nullstrahlen und die Spitze der kaustischen Fläche somit nach der positiven Richtung zeigt; im umgekehrten Fall nennt man die Aberration negativ. Innerhalb der optischen Zone der Hornhaut ist die Aberration somit positiv und erreicht am Rande dieser Zone ihren größten Wert. Von hier ab erfolgt die Umkehr in eine negative Aberration, indem die Schnittpunkte der außerhalb der optischen Zone gebrochenen Strahlen sich wieder dem Vereinigungspunkt der Zentralstrahlen nähern. Als *periphere Totalaberration* GULLSTRAND¹ bezeichnet man das Verhältnis des Schnittpunktes der äußersten peripheren Strahlen zu dem Schnittpunkt der zentralen Strahlen; liegt ersterer näher an der brechenden Fläche als letzterer, so ist die Totalaberration positiv. Da die äußersten Randstrahlen auch bei maximal weiter Pupille nach der Brechung an der Hornhaut noch innerhalb der Brennweite zu liegen pflegen, ist die Totalaberration des durch die Hornhaut gebrochenen Bündels positiv. In Abb. 67 ist F_{11} der Schnittpunkt der Nullstrahlen; OO ist die sphärisch gewölbte optische Zone der Hornhaut; die an ihrer Peripherie gebrochenen Strahlen werden in c vereinigt. d ist der Schnittpunkt der äußersten peripheren Strahlen, welche bei der gegebenen Pupillenweite noch bei der Abbildung wirksam sind; ihr Vereinigungspunkt liegt zwar weiter vom Scheitel der Hornhaut entfernt als c , jedoch noch vor F_{11} , wodurch die Totalaberration als positiv charakterisiert ist.

Verfolgt man den Verlauf des an der optischen Zone der Hornhaut gebrochenen Strahlenbündels weiter nach der Brechung durch die Linse, so nimmt die sphärische Aberration noch mehr zu. Der Unterschied zwischen der Brechkraft im Zentrum der optischen Zone und deren Randteile erreicht im normalen Auge den unerwartet hohen Wert von 4 Dioptrien (GULLSTRAND²). Die oben für einen Durchmesser der Pupille von 4 mm durchgeführte Rechnung zeigte, daß die optische Zone der Hornhaut für sich allein, bei weitem nicht eine so große Längsaberration zur Folge hat; diese erfährt demnach durch die Linse eine wesentliche Zunahme, und zwar ist der geschichtete Bau derselben die Ursache hierfür. Einer Erhöhung der Brechkraft von 4 Dioptrien entspricht im schematischen Auge ein Brennpunktsunterschied von 1,459 mm; der Ort des kleinsten Querschnittes liegt demnach 1,094 mm vor dem zweiten Brennpunkt. Nimmt man der Einfachheit halber an, daß die Eintrittspupille in der ersten Hauptebene liegt, so daß die Austrittspupille in die zweite Hauptebene zu liegen kommt, dann verhält sich der Durchmesser des kleinsten Querschnittes zur Weite der Austrittspupille annähernd wie der Abstand des Ver-

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., 1. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 255. Hamburg u. Leipzig 1909.

² HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., 1. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 363. Hamburg u. Leipzig 1909.

einigungspunktes der Randstrahlen vom kleinsten Querschnitt zum Abstand des Vereinigungspunktes der Randstrahlen vom zweiten Hauptpunkt. Die in Frage kommenden Werte sind bekannt, der Durchmesser des kleinsten Querschnittes beträgt demnach bei einem Durchmesser der Austrittspupille von 4 mm 0,0682 mm. Eine Einstellung des Auges auf den Vereinigungspunkt der Nullstrahlen, wie dieses bisher als Regel angenommen wurde, würde auf der Netzhaut einen Zerstreuungskreis von annähernd 0,27 mm Durchmesser zur Folge haben.

Die Lichtstärke ist innerhalb des gebrochenen Strahlenbündels an den Stellen am größten, wo die einzelnen Strahlen von den unmittelbar benachbarten Strahlen geschnitten werden. Diese Schnittpunkte liegen sämtlich auf der kaustischen Fläche. Der Verlauf dieser Fläche ist deshalb für die Lichtverteilung auf den einzelnen Querschnitten des gebrochenen Strahlenbündels von ausschlaggebender Bedeutung. In Abb. 66 ist der bogenförmige Verlauf der kaustischen Fläche eines mit positiver sphärischer Aberration behafteten Strahlenbündels dargestellt.

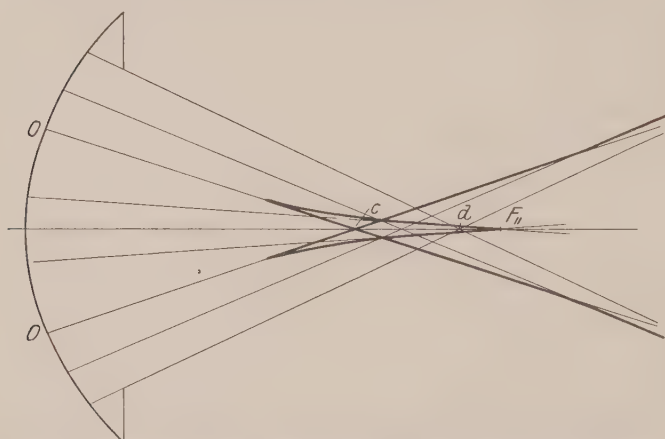


Abb. 67. Positive periphere Totalaberration. (Verlauf des an der Hornhautvorderfläche gebrochenen Strahlenbündels.)

Es entspricht dieses dem Strahlengange des an der optischen Zone der Hornhaut gebrochenen Bündels, welches bei einer Pupillenweite von ungefähr 4 mm allein wirksam ist. Im Sinne der Lichtbewegung gerechnet, bildet die kaustische Fläche vor dem dünnsten Querschnitt die periphere Begrenzung des gebrochenen Bündels, daher ist auch hier die Lichtintensität in der Peripherie größer als in der Mitte. Jenseits des kleinsten Querschnittes liegt die kaustische Fläche innerhalb des Bündels, wodurch die mittleren Teile die lichtstärkeren sind. Innerhalb des dünnsten Querschnittes ist die Lichtverteilung am gleichmäßigsten. Die Spitze der kaustischen Fläche wird durch den Vereinigungspunkt der zentralen Strahlen gebildet, sie fällt also mit dem zweiten Brennpunkt des schematischen Auges zusammen. Bei weiter Pupille kommt durch die Mitbeteiligung der die optische Zone umgebenden, sukzessiv weniger stark brechenden Hornhautteile infolge der hierdurch bedingten negativen Aberration eine zweite kaustische Fläche hinzu. Es entstehen auf diese Weise, wie aus Abb. 67 ersichtlich ist, neben der nach rechts gerichteten Spitze auf einem Meridianschnitt noch zwei weitere symmetrisch zur Achse gelegene, nach links zeigende Spitzen (GULLSTRAND).

Die zweite Ursache der nicht punktuellen Abbildung beruht darauf, daß die optische Zone der normalen Hornhaut von der Kugelgestalt abweicht, indem der vertikale und horizontale Meridian zwar sphärisch, aber verschieden stark gekrümmt sind. Den Meridian der stärksten bzw. der schwächsten Krümmung bezeichnet man allgemein als die Hauptmeridiane der Fläche; sie stehen stets senkrecht aufeinander. Die hierdurch bedingte Form der nicht punktuellen Abbildung bezeichnet man in der Ophthalmologie kurzweg als Astigmatismus.

Im jugendlichen und mittleren Lebensalter ist der senkrechte Meridian stärker gewölbt als der horizontale, während, wie schon S. 80 erwähnt wurde, im höheren Alter, das Umgekehrte der Fall zu sein pflegt. Die brechende Wirkung, die eine astigmatische Fläche der genannten Form auf ein achsenparallel auffallendes Bündel ausübt, pflegt man durch das *Sturmsche Conoid* zu veranschaulichen. Dieses hat allerdings nur für ein unendlich dünnes Strahlenbündel Gültigkeit, da nur für ein solches die sonst hinzukommende sphärische Aberration unberücksichtigt bleiben darf. Ein Strahlengang, wie ihn das STURMSche Conoid zeigt, kann daher in seiner reinen Form niemals im Auge auftreten, da hier infolge des zu großen Pupillendurchmessers neben Nullstrahlen noch Strahlen durch die Pupille hindurchtreten, die der sphärischen Aberration unterworfen sind. Wenn trotzdem das STURMSche Conoid besprochen wird, so geschieht es deshalb, weil durch dieses Modell derjenige Anteil an der monochromatischen Aberration gezeigt wird, dem in der Ophthalmologie eine große Bedeutung zukommt, da er als einziger unter den optischen Fehlern des Auges der Korrektur durch Brillengläser zugänglich ist. Auch für die Besprechung der pathologischen Formen des Astigmatismus ist das STURMSche Conoid am geeignetsten, wenn man sich dabei stets erinnert, daß der wirkliche Verlauf des im Auge gebrochenen Strahlenbündels bei Berücksichtigung der übrigen optischen Fehler, insbesondere der sphärischen Aberration, ein wesentlich anderer ist.

Das Prinzip des STURMSchen Conoid¹ ist folgendes (Abb. 68a).

Auf eine astigmatische Fläche, deren senkrechter Hauptmeridian, entsprechend der Hornhautvorderfläche eines jüngeren Individuums, der stärker brechende sein soll, falle ein unendlich dünnes, achsenparalleles Strahlenbündel. Alle Strahlen dieses Bündels, die auf den Meridian der stärksten Krümmung auffallen, vereinigen sich in einem Punkt F''_{11} der optischen Achse. Ebenso schneiden sich, alle Strahlen, die auf den horizontalen Meridian auftreffen, in einem gemeinsamen Punkt der Achse F'_{11} . $F'_{11} \cdot F''_{11}$ liegt weiter vom Scheitel der brechenden Fläche entfernt als F'_{11} , da die Brechung im horizontalen Meridian schwächer ist als im vertikalen. Eine astigmatische Fläche hat somit zwei hintere Brennpunkte, deren gegenseitiger Abstand, die Brennweite, von der Wölbungsdifferenz und der absoluten Brechkraft der beiden Hauptmeridiane abhängig ist. Der Weg aller übrigen Strahlen des unendlich dünnen Bündels, die nicht durch einen der beiden Hauptmeridiane gebrochen werden, ist dadurch eindeutig bestimmt, daß jeder Strahl nach der Brechung durch beide Brennpunkte verläuft. Letztere gehen durch die zugehörigen Brennpunkte sie stehen gegeneinander und gegen die optische Achse senkrecht und zwar steht die erste Brennlinie senkrecht zu einer durch den Hauptmeridian der stärksten Krümmung gelegten Ebene.

Um den Querschnitt des gebrochenen Strahlenbündels zu veranschaulichen (Abb. 68b), denkt man sich eine zur optischen Achse senkrechte Ebene, von der astigmatischen Fläche beginnend, nach rechts bis jenseits der zweiten Brenn-

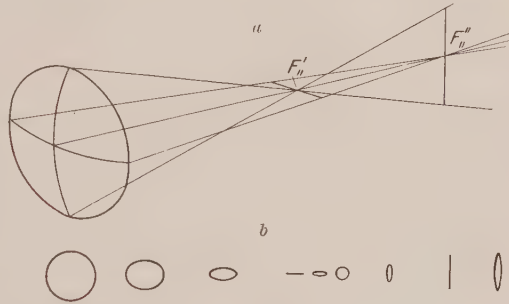


Abb. 68 a und b. STURMSches Conoid.

² STURM: Sur la théorie de la vision. C. r. Acad. Sci. 20, 554, 761, 1238. Paris 1845. — Poggendorffs Ann. 65, 116 (1845).

linie verschoben. Unmittelbar hinter der astigmatischen Fläche ist der Querschnitt ein Kreis. Da mit zunehmender Entfernung der senkrechte Durchmesser des Kreises rascher abnimmt als der horizontale, erhält der auf dem Schirm aufgefangene Querschnitt die Form einer horizontal gestellten Ellipse, um schließlich im ersten Brennpunkt eine horizontale Linie zu werden. Dann nimmt der senkrechte Durchmesser, der in der ersten Brennpunktlinie gleich Null war, wieder zu, während der horizontale Durchmesser noch weiter abnimmt. Auf diese Weise wird der Querschnitt an einer Stelle wieder kreisförmig. Von hier nimmt der vertikale Durchmesser weiter zu, während der horizontale noch abnimmt; der Querschnitt erhält die Form einer senkrecht gestellten Ellipse. Im zweiten Brennpunkt angelangt, ist der horizontale Durchmesser gleich Null, so daß der Querschnitt durch eine senkrechte Linie, die zweite Brennpunktlinie gebildet wird. Jenseits der zweiten Brennpunktlinie ist der Querschnitt eine senkrecht gestellte Ellipse. Das durch das STURMSche Conoid dargestellte astigmatische Strahlenbündel ist um die beiden durch die Hauptmeridiane gelegten Ebenen symmetrisch. Der Querschnitt des Bündels ist an allen Stellen gleichmäßig hell. Der Unterschied der Brechkraft zwischen den beiden Hauptmeridianen beträgt im normalen Auge $\frac{1}{2}$ Dioptrie (vgl. S. 80); dieses entspricht einer Brennweite von etwa 0,2 mm.

Die Beziehung zwischen dem Krümmungsradius der Hornhautvorderfläche und ihrer Brechkraft wird durch die Formel $D = \frac{n-1}{r}$ berechnet. Nimmt man z. B. für den horizontalen Meridian eine Brechkraft von 48,83 an (exaktes schematisches Auge GULLSTRAND; $n = 1,376$), so ist $r = 7,7$ mm. Bei einem physiologischen Astigmatismus von $\frac{1}{2}$ Dioptrie im jugendlichen Alter, bei welchem nach dem eben Gesagten die Brechkraft im senkrechten Meridian dann 49,33 Dioptrien beträgt, ist der Krümmungsradius 7,62 mm. Einer Krümmungsdifferenz von 0,1 mm entspricht ein Brechungsunterschied von etwas über 0,6 Dioptrien.

Zu Demonstrationszwecken eignen sich Modelle, in denen der Strahlenweg durch Schnüre dargestellt ist.

Die dritte Ursache, die das Zustandekommen einer punktuellen Abbildung des die Fovea versorgenden Strahlenbündels verhindert, ist dadurch gegeben, daß, wie wir gesehen haben, der Fixierungspunkt außerhalb der optischen Achse liegt. Dadurch unterliegt dieses Bündel den Gesetzen des *Astigmatismus schiefer Bündel*. Unter dem Hauptstrahl eines Bündels versteht man denjenigen Strahl, der vom Objektpunkt nach der Mitte der Eintrittspupille gerichtet ist. Der Hauptstrahl des vom Fixierungspunkt ausgehenden Strahlenbündels ist daher mit der Visierlinie identisch (Abb. 65).

GULLSTRAND¹ berechnete die astigmatische Differenz für das neuere schematische Auge von HELMHOLTZ unter der Annahme, daß der extraokulare Teil der Visierlinie mit der optischen Achse des Systems einen Winkel von 5° bildet. Er fand einen geringen inversen Astigmatismus; die astigmatische Differenz längs der Visierlinie beträgt 0,030 mm, was einem Wert von ungefähr 0,1 Dioptrien entspricht. Die Differenz ist somit zu gering, um praktisch in Frage zu kommen. In Abb. 65 ist die Strecke der astigmatischen Differenz längs der Visierlinie durch QQ' schematisch angedeutet. An Stelle der ersten Brennpunktlinie tritt in Q der erste dünnste Querschnitt, der bei einem Pupillendurchmesser von 2 mm 0,0029 mm lang und 0,0022 mm breit ist und auf dem Hauptstrahl (und zur Zeichnungsebene) senkrecht steht; er ist nicht gleichmäßig beleuchtet, sondern auf der einen Seite stärker als auf der anderen. Die zweite (in der Zeichnungsebene gelegene) Brennpunktlinie geht durch Q' und bildet mit dem Haupt-

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., 1. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 254, 362. Hamburg u. Leipzig 1909.

strahl einen Winkel von nur $2^\circ 42'$. Die Brennstrecken stehen also nicht senkrecht aufeinander. Ein astigmatisches Strahlenbündel dieser Form hat nur eine Symmetrieebene; es ist dies die durch die optische Achse und den Hauptstrahl gelegte Ebene. Eine dritte Form des Astigmatismus besteht dann, wenn der Hauptstrahl nicht in einer Meridianebene verläuft; ein solches Strahlenbündel stellt die allgemeine Form des Astigmatismus dar, die keine Symmetrieebene hat und an keine Bedingungen geknüpft ist.

Die letzte Form der monochromatischen Aberration ist durch die *Beugung des Lichtes am Rande der Pupille* bedingt. Eine punktförmige Lichtquelle, auf die das Auge eingestellt ist, wird bei runder Pupille durch Beugung des Lichtes am Pupillarrand als kleine weiße Scheibe abgebildet, die von hellen und dunklen Ringen umgeben ist. Der Übergang von der Scheibe zu dem ersten dunklen Ring und ebenso der Übergang zwischen den einzelnen Ringen erfolgt allmählich. Die Lichtstärke ist in der Mitte der zentralen Scheibe am größten und nimmt gegen den Rand zu schnell ab; schon die Helligkeit des ersten der die Scheibe umgebenden Kreise ist so gering, daß dieser praktisch für das Sehen nicht in Betracht kommt. Der Durchmesser der zentralen Scheibe wird durch die Formel

$$D = 2,440 \frac{\lambda f}{p}$$



Abb. 69. Chromatische Aberration.

berechnet, worin λ die Wellenlänge, f den Abstand der Pupille von der Netzhaut und p den Durchmesser der Pupille bedeutet. Die Betrachtung der Formel zeigt, daß der Durchmesser der Scheibe mit zunehmender Verengung der Pupille größer wird, und zwar ist er dem Pupillendurchmesser umgekehrt proportional. Im reduzierten Auge von DONDERS, in welchem die Pupille in die Ebene der brechenden Fläche fällt, ist für eine Pupillenweite von 4 mm und eine Wellenlänge von $\lambda = 550 \mu\mu$ $D = 0,00671$ mm.

Chromatische Aberration. Das optische System des Auges ist nicht achromatisch und daher den Erscheinungen der chromatischen Aberration unterworfen. Diese äußern sich in farbigen Säumen, die unter bestimmten Bedingungen um Gegenstände gesehen werden.

Die Ursache der chromatischen Aberration liegt in der Zusammensetzung des weißen Lichtes aus verschiedenen Farben, für die der Brechungsindex von Farbe zu Farbe variiert, und zwar ist dieser für die langwelligen Strahlen kleiner als für die kurzwelligen, d. h. erstere werden weniger stark abgelenkt wie letztere. Infolge der an jeder brechenden Fläche auftretenden Farbenzerstreuung wird das Zustandekommen einer punktuellen Abbildung gestört, und zwar auch dann, wenn bei der Abbildung nur Nullstrahlen wirksam sind. Für gewöhnlich wird die Farbenzerstreuung schon wegen der geringen Lichtstärke der äußersten Farben des Spektrums nicht wahrgenommen.

Wenn man eine punktförmige weiße Lichtquelle fixiert, so stellt sich in der Regel das Auge so ein, daß die mittleren Strahlen des Spektrums auf der Netzhaut (N) zur Vereinigung kommen (Abb. 69). Die roten Strahlen schneiden sich dann hinter der Netzhaut (in r), während der Vereinigungspunkt der violetten Strahlen um einen etwas kleineren Betrag vor derselben liegt (in v). Hierdurch entstehen auf der Netzhaut chromatische Zerstreuungskreise, deren Größe von der Weite der Pupille und der Brechkraft des Auges abhängig ist. Verfolgt man in einem Meridianschnitt zunächst den Verlauf der beiden äußersten Strahlen, die von einer auf der optischen Achse gelegenen punktförmigen Lichtquelle durch die Pupille gelangen, so wird infolge der Dispersion von jedem der beiden

Strahlen auf der Netzhaut ein kleines Spektrum entworfen. Die beiden Spektren sind gleich groß und überdecken sich, wenn das Auge auf die Stelle der engsten Einschnürung eingestellt ist, sie sind aber entgegengesetzt gerichtet. Es kommt auf diese Weise das langwellige Ende des einen Spektrums auf das kurzwellige Ende des anderen zu liegen. Innerhalb des Spektrums gelangen zum Teil die zueinander komplementären Farben zur Deckung. Das gleiche gilt für je zwei zur Achse symmetrisch einfallende Strahlen, so daß die Lichtquelle bei gewöhnlicher Beobachtung farblos erscheint und nur bei sehr genauer Beobachtung einen rotvioletten Rand erkennen läßt. Verdeckt man jetzt die untere Hälfte der Pupille durch ein undurchsichtiges Blatt, so fallen alle den unteren Strahlen angehörenden Spektren fort, und es treten die Erscheinungen der Farbenzerstreuung auf, die als ein oben violetter und unten roter Saum (auf der Netzhaut umgekehrt!) wahrgenommen werden. Auf diese Weise kann man durch Verdecken der einen Pupillenhälfte an der Grenze schwarzer und weißer Felder einen farbigen Rand auftreten sehen.

Betrachtet man durch ein dunkles Kobaltglas, welches nur rote und blaue Strahlen durchläßt, eine kleine Lichtquelle, so erhält man je nach der Einstellung des Auges einen roten Punkt, der von einer blauen Scheibe umgeben ist, oder einen blauen Punkt, der rot umrändert ist. Von den meisten Augen wird infolge der Neigung der Visierlinie zur optischen Achse bei Einstellung auf das rote Licht der bläuliche Zerstreuungskreis auf der temporalen Seite breiter gesehen (GULLSTRAND).

Die Größe der Dispersion des Auges ist zuerst von FRAUNHOFER¹ gemessen worden. Er beleuchtete das Fadenkreuz eines Meßokulars mit verschiedenen homogenen Lichtern eines Spektrums und maß den Betrag, um den das Okular bei gleichbleibender Akkommodation verschoben werden mußte, damit das Fadenkreuz bei verschiedenfarbigen homogenen Lichtern scharf gesehen wurde. War sein Auge in Akkommodationsruhe auf Strahlen der Linie C ($\lambda = 656$, Grenze zwischen Rot und Orange) eingestellt, so mußte bei einer Belichtung mit der Wellenlänge G ($\lambda = 430$, Grenze zwischen Ultramarinblau und Violett) das Objekt dem Auge auf 49–65 cm genähert werden, um gleichzeitig deutlich gesehen zu werden. Diese entspricht im schematischen Auge einem Abstand zwischen dem Brennpunkte des roten und demjenigen des violetten Lichtes von ungefähr 0,7–0,8 mm oder einer Refraktionsdifferenz von $1\frac{1}{2}$ –2 Dioptrien. Für einen Durchschnittswert von 55 cm beträgt bei einer Pupillenweite von ca. 4 mm (die Eintrittspupille wird der Einfachheit halber wieder in die erste Hauptebene verlegt) und einer Einstellung des Auges auf das Licht der Wellenlänge C der Durchmesser des durch das Licht der Wellenlänge G verursachte Zerstreuungskreis 0,144 mm. HELMHOLTZ² berechnete die Dispersion für das schematische Auge LISTINGS ($r = 5,1248$ m, $f_{11} = 20,3022$ mm) unter der Annahme, daß die brechende Substanz aus Wasser besteht. In diesem Fall ist der Brechungsindex für rotes Licht der Wellenlänge $C = 1,331705$ und für violettes Licht der Wellenlänge $G = 1,341285$. Die Rechnung ergibt dann für die Brennweite 20,574 mm (C) bzw. 20,140 mm (G), was einem Abstand der farbigen Brennpunkte von 0,434 mm entspricht.

Die Größe der Dispersion für die einzelnen brechenden Medien des Auges wurde zuerst von KUNST³ mit dem ABBESchen Refraktometer gemessen. Die Resultate sind in der beifolgenden Tabelle wiedergegeben; die angegebenen Zahlen

¹ FRAUNHOFER, J.: Ges. Schriften, S. 22. Herausgeg. von E. LOMMEL. München 1885.

² HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., 1, 147. Hamburg u. Leipzig 1909.

³ KUNST, J. J.: Beiträge zur Kenntniss der Farbenzerstreuung und des osmotischen Druckes einiger brechenden Medien des Auges. Dissert. Freiburg 1895.

bedeuten die *Differenzen* der Brechungsindices für die Linien *D* und *F* des Spektrums ($n_F - n_D$). Die „gemischte Linsensubstanz“ wurde durch Zerreiben von menschlichen Linsen gewonnen.

	Glaskörper	Hum. aq.	Gemischte Linsen- substanz	Linse		Kern
				Äußere Schicht	Mittlere Schicht	
Maximum	0,0042	0,0042	0,0053	0,0058		0,0072
Minimum	0,0034	0,0039,5	0,0050	0,0049		0,0055
Im Mittel	0,0037,5	0,0041	0,0051,5	0,0053,5	0,0060	0,0060

v. ROHR¹ wählte auf Grund dieser Untersuchungsergebnisse als Dispersion zwischen *D* und *F* für das Kammerwasser und den Glaskörper 0,004, für die Rindenschicht der Linse 0,005 und für die äquivalente Kernlinse 0,006. Mit diesen Werten berechnete er für das exakte Auge GULLSTRANDS (nur das Hornhautsystem wurde durch die äquivalente Hornhautfläche ersetzt) die Dispersion für die Linie *D* und *F* und fand eine Differenz der beiden Schnittpunkte im Sinne einer Unterkorrektion von 0,275 mm. Für die Brechkraft derselben Farben berechnete er 59,0 (*D*) bzw. 59,946 Dioptrien (*F*); dieses bedeutet eine Differenz der axialen Refraktion von 0,95 Dioptrien. Der Durchmesser des chromatischen Zerstreungskreises beträgt bei Einstellung des Auges auf Strahlen mittlerer Wellenlänge bei einer Pupillenweite von 4 mm ungefähr 0,046 mm.

Verlauf des im Auge gebrochenen Strahlenbündels. Das vom Fixierungspunkt nach der Fovea gelangende und damit die Sehschärfe vermittelnde Strahlenbündel ist den genannten optischen Fehlern unterworfen. Bezüglich der monochromatischen Aberration wird der Verlauf des gebrochenen Strahlenbündels in erster Linie durch die sphärische Aberration bestimmt. Demgegenüber ist der Einfluß, den die physiologische astigmatistische Wölbung der optischen Zone der Hornhaut auf den Strahlengang ausübt und insbesondere die schiefe Incidenz der Visierlinie und die Beugung am Pupillenrand von geringer Bedeutung.

Durch die Beobachtung des Netzhautbildes eines leuchtenden Objektpunktes bei verschiedenen optischen Einstellungen des Auges läßt sich der Verlauf des gebrochenen Strahlenbündels entoptisch beobachten, da auf diese Weise verschiedene Querschnitte des gebrochenen Strahlenbündels der Reihe nach auf der eigenen Netzhaut aufgefangen werden können². GULLSTRAND³ bezeichnet die systematische Untersuchung mittels dieser Methode als *subjektive Stigmatoskopie* und benützte hierzu eine Lichtquelle, die sich in 4 m Entfernung vor dem Auge befand und einen Durchmesser von 2 mm hatte. Die verschiedenen Einstellungen des Auges wurden bei entspannter Akkommodation durch Vorsetzen von Brillengläsern erreicht.

Bei einer Einstellung des Auges auf eine etwas größere Entfernung, als der Abstand der punktförmigen Lichtquelle beträgt (durch Vorsetzen eines Konkavglases, wodurch F_{11} hinter die Netzhaut zu liegen kommt), sind die mittleren Teile des Zerstreungsbildes dunkler als die von einer hellen zackigen Linie begrenzten peripheren Teile. Je mehr der Fixierungspunkt sich der Lichtquelle nähert, desto kleiner wird der Durchmesser der hellen peripheren Begrenzungslinie, die bald nur eine kleine dunkle Stelle umgibt. Ist das Auge auf die Lichtquelle eingestellt, so erscheint letztere als kleine scharf begrenzte, sehr helle runde Scheibe. Rückt schließlich der Fixierungspunkt (durch Vorsetzen von

¹ ROHR, M. v.: Zur Dioptrik des Auges. *Ergebn. d. Physiol.* **1909**, 572.

² HELMHOLTZ, H.: *Handb. d. physiol. Optik*, 3. Aufl., **1**, 161. Hamburg u. Leipzig 1909.

³ HELMHOLTZ, H.: *Handb. d. physiol. Optik*, 3. Aufl., **1**. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 358. Hamburg u. Leipzig 1909.

Konvexgläsern) diessseits der Lichtquelle, so wird aus der hellen Scheibe ein sehr heller Punkt, von dem aus für gewöhnlich acht helle, durch dunkle Zwischenräume getrennte Streifen radiär ausstrahlen. Der helle Punkt entspricht der Spitze der kaustischen Fläche (F_{11}) des gebrochenen Strahlenbündels und verschwindet wieder, wenn der Fixierungspunkt noch näher heranrückt, um schließlich in einen von hellen Punkten gestichelten, der Hauptsache nach aber gleichmäßig hell erscheinenden Zerstreuungskreis überzugehen.

Die obengenannte helle zackige Begrenzungslinie der Zerstreuungsfigur ist die Schnittlinie der kaustischen Fläche mit der Netzhautebene des beobachtenden Auges. Die unregelmäßige Form dieser Linie ist dadurch bedingt, daß die kaustische Fläche abwechselnd Erhebungen und Vertiefungen aufweist. Letztere entstehen erst durch die Brechung in der Linse, da sie im linsenlosen Auge (Aphakie) fehlen. Die Ursache liegt nach GULLSTRAND¹ in einer den Ausbuchungen entsprechenden Anzahl von „Faltenbildungen“ der Isoindicialflächen. Da nämlich, wie oben schon erwähnt wurde, die einzelnen Isoindicialflächen bei jedem Akkommodationszustand trotz ihrer dabei auftretenden Formveränderung gleiche Volumina einschließen, so kann dieses, da die Linsensubstanz nicht genügend elastisch ist, nur durch eine radiär angeordnete „Faltenbildung“ dieser Flächen erreicht werden.

Befindet sich eine punktförmige Lichtquelle so nahe vor dem Auge des Beobachters, daß sie ungefähr mit dem vorderen Brennpunkt des Auges zusammenfällt, so erscheint sie als gleichmäßig helle runde Scheibe, wenn die brechenden Medien klar sind. Weist dagegen z. B. die Linse an einzelnen Stellen eine unregelmäßige optische Dichte auf oder sind Trübungen im Glaskörper vorhanden, so entstehen Schatten innerhalb des erleuchteten Kreises und können auf diese Weise *entoptisch* wahrgenommen werden.

Man kann mittels der letztgenannten Methode das eigene Pupillenspiel beobachten. Denn der Durchmesser des Zerstreuungskreises ist nur von der Pupillenweite abhängig und ändert seine Größe in gleichem Sinne mit dieser. Wenn man deshalb in geeigneter Weise vor das eine Auge die punktförmige Lichtquelle anbringt und das andere unbewaffnete Auge mit zwei Lichtern von verschiedener Stärke abwechselnd belichtet, so kann man infolge der konsensuellen Reaktion die durch die Belichtung verursachte Verengung und Erweiterung der Pupille an dem Kleiner- bzw. Größerwerden des Zerstreuungskreises auf dem mit der entoptischen Einrichtung versehenen Auge genau beobachten.

Durch den Einfluß der positiven sphärischen Aberration ist der durch die astigmatische Wölbung der optischen Zone der Hornhaut bedingte und vorhin durch das STURMSche Conoid erläuterte Strahlengang insofern ein anderer, als an Stelle der beiden Brennlinien zwei konvexkonkave Brennflächen treten. Beide Flächen haben ihre Konkavität gegen das einfallende Licht gerichtet, und ihre Mittelpunkte liegen, wenn man die schiefe Incidenz der Visierlinie unberücksichtigt läßt, auf der optischen Achse.

Wie sich aus dem bisher Besprochenen ergibt, kann infolge der optischen Fehler des Auges von einem Objektpunkte keine punktförmige Abbildung zustande kommen, sondern dieser wird als Zerstreuungsfigur auf der Netzhaut abgebildet. Wenn die Größe des Zerstreuungskreises für die Sehschärfe ausschlaggebend wäre und zwar etwa in dem Sinne, daß nur dann zwei nahe nebeneinander gelegene Objektpunkte getrennt gesehen werden können, wenn die beiden auf der Netzhaut entworfenen zugehörigen Zerstreuungskreise sich

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., 1. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 361. Hamburg u. Leipzig 1909.

höchstens berühren, aber nicht überlagern, dann würden wir nicht über die gute Sehschärfe verfügen, wie wir sie tatsächlich haben. Denn berücksichtigen wir von den verschiedenen Ursachen der Aberration z. B. nur die durch Beugung des Lichtes am Pupillarrand entstehenden Scheibchen, deren Durchmesser D nach dem früher Gesagten bei einer Pupillenweite von 4 mm und einer Wellenlänge $\lambda = 550 \mu\mu$ im reduzierten Auge von DONDERS 0,0067 mm beträgt, so könnten wir unter obiger Annahme zwei Punkte nur dann gesondert wahrnehmen, wenn sie auf der Netzhaut in einem Abstand von 0,0067 mm abgebildet werden. Nun beträgt aber der kleinste Winkel, unter dem zwei Punkte eben noch getrennt erscheinen, eine Bogenminute, was einen Bildabstand auf der Netzhaut von $\beta = 0,00029 \cdot 15,0 \text{ mm} = 0,00435 \text{ mm}$ entspricht (vgl. S. 93). Die Mittelpunkte der beiden Beugungsscheiben liegen also in diesem Fall nur 0,0043 mm auseinander, so daß die Scheibchen sich um den Betrag $D - \beta = 0,0067 - 0,00435 = 0,00235 \text{ mm}$ überdecken. Schon hieraus läßt sich der Schluß ziehen, daß die Größe des Zerstreuungskreises nicht von ausschlaggebender Bedeutung für die Sehschärfe sein kann.

Die Untersuchungen mit Hilfe der subjektiven Stigmatoskopie und die hieraus resultierenden theoretischen Überlegungen haben ergeben, daß innerhalb eines Querschnittes des gebrochenen Strahlenbündels für die Sehschärfe in erster Linie die *Lichtverteilung* maßgebend ist, während die Größe des Querschnittes nur von untergeordneter Bedeutung bleibt. In einem Beugungsscheibchen ist die Intensität im Mittelpunkt so viel größer als innerhalb der sich überdeckenden peripheren Teile, daß der die Mittelpunkte trennende Schein auch dann nicht wahrgenommen wird, wenn zwei Beugungsscheibchen um den obengenannten Betrag übereinanderliegen. (Nach GLEICHEN¹ beträgt in dem oben gewählten Beispiel der Helligkeitsunterschied zwischen Mitte und Peripherie des Scheibchens das 300- bis 400fache.)

Beim Fixieren eines Gegenstandes stellt sich das Auge so ein, daß der Querschnitt der vorteilhaftesten Lichtverteilung in die Netzhaut zu liegen kommt. Dieser Querschnitt geht nicht durch die Spitze der kaustischen Fläche, sondern er liegt näher an dem brechenden System. Im exakten schematischen Auge hat GULLSTRAND² deshalb den Abstand der Fovea vom Hornhautscheitel kürzer genommen, als die Entfernung des zweiten Brennpunktes von der genannten Fläche beträgt. Der angenommene Refraktionsunterschied beträgt 1 Dioptrie, d. h. wenn das schematische Auge auf den günstigsten Querschnitt eingestellt ist, liegt der zweite Brennpunkt 0,387 mm hinter der Netzhaut.

Im akkommodierenden Auge ist diese Differenz wegen der Unkenntnis der genaueren optischen Verhältnisse und unter Berücksichtigung der mit der Akkommodation in Zusammenhang stehenden Pupillenverengung, die eine Verminderung der Aberrationsgröße zur Folge hat, unberücksichtigt geblieben.

Wenn somit durch die Intensitätsverteilung innerhalb des gebrochenen Strahlenbündels ein gewisser Ausgleich für die dem Bündel anhaftenden optischen Fehler geschaffen wird, so genügt diese auf rein physikalischer Grundlage beruhende Verbesserung der optischen Abbildung doch noch nicht, unsere vorzügliche Sehschärfe zu erklären. Es kommen hier wesentlich noch physiologische Momente hinzu, so vor allem der simultane Helligkeitskontrast, durch welchen bei intensiver Belichtung einer Netzhautstelle die umliegenden, wenig belichteten Partien dunkler erscheinen und umgekehrt stärker belichtete Stellen neben schwächer belichteten noch heller gesehen werden.

¹ GLEICHEN, A.: Einführung in die medizinische Optik, S. 125. Leipzig 1904.

² HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., I. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 366. Hamburg u. Leipzig 1909.

II. Refraktionsanomalien.

Ein Auge wird als normalsichtig oder emmetropisch bezeichnet, wenn in Akkommodationsruhe parallel auf die Hornhaut auffallende Strahlen nach der Brechung durch die Hornhaut und die Linse auf der Netzhaut in einem Punkt vereinigt werden (Abb. 70 a.) Die Netzhaut des emmetropischen Auges fällt somit mit der zweiten Brennebene des Auges zusammen. (Aus dem früher Gesagten (Anwendbarkeit der Abbildungsgleichungen, Vernachlässigung der optischen Fehler des normalen Auges) ergibt sich für die Vereinfachung der Darstellung die Notwendigkeit, den Betrachtungen der Refraktionsanomalien ein schematisches bzw. reduziertes Auge zugrunde zu legen; es muß ferner die Netzhaut des ruhenden Auges mit der zweiten Brennebene zusammenfallend angenommen werden, so daß also die axiale Refraktion $(+1,0)$ des exakten

schematischen Auges unberücksichtigt bleibt.)

Die allgemeine Abbildungsformel

$$\frac{n_{11}}{b} = \frac{n_1}{a} + \frac{n_{11}}{f_{11}}$$

lautet für das emmetropische Auge, da zu parallel auffallenden Strahlen ein Objektpunkt gehört, der sich in unendlicher Entfernung vor dem Auge befindet und a daher unendlich wird,

$$\frac{n_{11}}{b} = \frac{n_{11}}{f_{11}} \quad \text{oder} \quad b = f_{11}.$$

b bedeutet den Abstand des Bildes bzw. die Entfernung der Netzhaut vom zweiten Hauptpunkt des schematischen Auges;

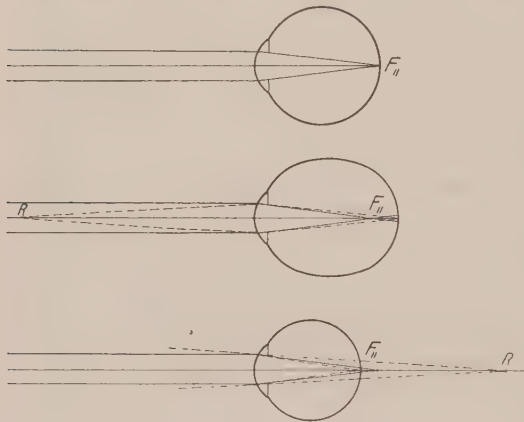


Abb. 70. Emmetropie, Myopie, Hyperopie.

dieser Abstand muß also im emmetropischen Auge stets gleich der hinteren Brennweite sein, damit eine scharfe Abbildung auf der Netzhaut erfolgt.

Benutzt man für die Betrachtungen der Einfachheit halber zunächst das reduzierte Auge, bei welchem die Abstände vom Scheitel der brechenden Fläche gerechnet werden, so bedeutet b die Achsenlänge des reduzierten Auges. Die Gleichung des reduzierten emmetropischen Auges fordert also, daß Achsenlänge und hintere Brennweite gleich groß sind, ohne jedoch für beide eine bestimmte Größe zu verlangen. So kann z. B. ein zu lang gebautes Auge emmetropisch sein, wenn die Brechkraft des Auges entsprechend kleiner und die Brennweite dadurch um den notwendigen Betrag größer ist.

Eine Refraktionsanomalie oder Ametropie besteht dann, wenn b und f_{11} verschieden groß sind. Es gibt demnach zwei verschiedene Arten von sphärischen Refraktionsanomalien:

1. b ist größer als f_{11} . In diesem Fall vereinigen sich parallel auffallende Strahlen vor der Netzhaut. Man bezeichnet diese Ametropie als *Myopie* oder *Kurzsichtigkeit*. Eine Kurzsichtigkeit tritt in folgenden drei Fällen ein:

a) f_{11} ist normal, b ist zu groß; bei normaler Brechkraft ist das Auge zu lang = Achsenmyopie (Abb. 70 b).

b) b ist normal, f_{11} ist zu klein: in einem Auge mit normaler Achsenlänge ist die Brechkraft zu groß = Krümmungsmypopie bzw. Indexmyopie.

c) Weder b noch f_{11} sind normal, aber b ist größer als f_{11} .

2. b ist kleiner als f_{11} . Die Folge davon ist, daß sich parallel auffallende Strahlen erst hinter der Netzhaut schneiden. Diese Refraktionsanomalie wird als *Hyperopie* (Hypermetropie) oder *Übersichtigkeit* bezeichnet und kann in folgenden drei Fällen eintreten:

a) f_{11} ist normal, b ist zu klein: bei normaler Brechkraft des Auges ist die Achse zu kurz = Achsenhyperopie (Abb. 70 c).

b) b ist normal, f_{11} ist zu groß: in einem normal gebauten Auge ist die Brechkraft zu gering = Krümmungshyperopie.

c) b und f_{11} sind nicht normal, b ist kleiner als f_{11} .

Als *Fernpunkt* eines Auges wird, wie schon S. 94 besprochen wurde, derjenige reelle oder virtuelle Punkt bezeichnet, der in Akkommodationsruhe auf der Netzhaut scharf abgebildet wird. Das Auge ist also bei entspannter Akkommodation auf seinen Fernpunkt eingestellt. In der Abbildungsgleichung bedeutet a den Abstand des Fernpunktes vom ersten Hauptpunkt des schematischen Auges bzw. im reduzierten Auge den Abstand des Fernpunktes vom Scheitel der äquivalenten brechenden Fläche. Der Fernpunkt des emmetropischen Auges liegt im Unendlichen, da nach der Definition das normalsichtige Auge so eingestellt ist, daß sich parallel auffallende Strahlen auf seiner Netzhaut vereinigen. Für das ametropische Auge liegt der Fernpunkt in endlicher Entfernung, und zwar entweder vor oder hinter dem ersten Hauptpunkt, je nachdem b größer oder kleiner als f_{11} ist. Der Ort des Fernpunktes ergibt sich durch Einsetzen der Werte für b und f_{11} in die Abbildungsgleichung. Man findet dann, daß bei Myopie ($b > f_{11}$) a negativ, dagegen bei Hyperopie ($b < f_{11}$) positiv ist.

Der Fernpunkt des *myopischen* Auges liegt also, wie das negative Vorzeichen besagt, links, d. h. vor dem Auge, und ist reell. Da die Augenachse relativ zu lang ist, vereinigen sich die vom Fernpunkt ausgehenden, divergent auf die Hornhaut auffallenden Strahlen auf der Netzhaut, während parallel auffallende Strahlen sich schon vor der Netzhaut schneiden (Abb. 70 b). Der Grad der Myopie ist durch die Fernpunktslage bestimmt; er ist um so größer, je näher der Fernpunkt vor dem Auge liegt.

Das *hyperopische* Auge hat, da a positiv ist und daher hinter dem Auge liegt, keinen reellen, sondern einen virtuellen Fernpunkt. Die Entfernung a wird wie immer vom ersten Hauptpunkt des Systems gerechnet. Es gibt also keinen reellen Punkt, auf den das hyperopische Auge in Akkommodationsruhe eingestellt ist, sondern alle Strahlen, die von einem vor dem Auge befindlichen Gegenstand ausgehen, schneiden sich infolge der relativ zu kurzen Achse des übersichtigen Auges erst hinter dessen Netzhaut, und zwar auch dann, wenn sie aus unendlicher Entfernung kommen. Um Strahlen auf der Netzhaut zur Vereinigung zu bringen, müssen diese konvergent auf die Hornhaut auffallen. Der Grad der Konvergenz hängt wiederum von der Lage des Fernpunktes ab. Eine scharfe Abbildung auf der Netzhaut erfolgt dann, wenn die einfallenden Strahlen so konvergent auf die Hornhaut auftreffen, daß ihr Schnittpunkt (ohne die Brechung durch das Auge) mit dem Fernpunkt zusammenfällt (Abb. 70 c). Dementsprechend verlassen auch die von der Netzhaut kommenden Strahlen das hyperopische Auge divergent, und zwar so, als ob sie von dessen Fernpunkt kämen. Je näher der Fernpunkt hinter dem Auge liegt, desto größer ist die Hyperopie.

Während der Kurzsichtige seine Sehschärfe für die Ferne bestenfalls durch Verengern der Lidspalte und die hierdurch bedingte teilweise Abblendung der Randstrahlen um einen sehr geringen Betrag günstig zu beeinflussen vermag, ist der Übersichtige in der Lage, seine Anomalie durch Akkommodieren entweder zu korrigieren oder doch zu bessern; der jeweilige Erfolg hängt von dem

Grad der Ametropie und der Größe der vorhandenen Akkommodationsbreite ab. Daher treten bei geringen Graden von Übersichtigkeit erst mit zunehmendem Alter, wenn die Akkommodationsfähigkeit allmählich nachläßt, Sehstörungen auf. Bei höheren Graden können jedoch schon frühzeitig durch die dauernde übermäßige Inanspruchnahme des Ciliarmuskels, und zwar hauptsächlich nach längerer Naharbeit, starke Beschwerden einsetzen, die sich durch heftige Kopfschmerzen äußern; sie werden als akkommodative Asthenopie bezeichnet. Eine weitere Komplikation ist für den Hyperopischen durch die physiologischerweise zugleich mit dem Akkommodationsimpuls erfolgende Innervation der Konvergenzbewegung gegeben, weil diese beiden assoziierten Bewegungen nur innerhalb gewisser Grenzen dem Grade nach getrennt werden können; daher tritt häufig bei hoher Übersichtigkeit, und zwar schon in den ersten Lebensjahren, wenn ein Kind Interesse bekommt, Gegenstände deutlich zu sehen, infolge der für die gegebene Entfernung stets zu großen Akkommodationsbewegung und der damit verbundenen übermäßigen Konvergenzstellung der Augen allmählich eine dauernde Schielstellung nach innen ein. Da ein Übersichtiger gewohnt ist, stets zu akkommodieren, entspannt er seinen Ciliarmuskel auch dann nicht vollständig, wenn versucht wird, seine Refraktionsanomalie durch Vorsetzen von Konvexgläsern auszukorrigieren; er nimmt nicht die volle Korrektur an, sondern es bleibt ein Teil der Hyperopie bestehen, der durch die Ciliarmuskelkontraktion kompensiert wird und durch Gläser unbeeinflussbar bleibt. Diesen Betrag der Hyperopie bezeichnet man im Gegensatz zu der korrigierbaren *manifesten* Hyperopie als *latente* Hyperopie. Beide Teile bilden zusammen die *totale* Hyperopie.

In der Ophthalmologie wird die Größe der Ametropie nicht durch den Fernpunktabstand bezeichnet, sondern durch seinen in Metern gemessenen reziproken Wert:

$$A = \frac{1}{a}.$$

Auf diese Weise wird die Höhe der Ametropie in Dioptrien angegeben. Liegt z. B. der Fernpunkt 20 cm vor dem ersten Hauptpunkt, dann ist $a = -0,2$, es besteht eine Myopie von 5 Dioptrien; ist in einem anderen Fall $a = 0,1$, so liegt eine Hyperopie von 10 Dioptrien vor. Im Zähler steht die Zahl 1, weil der Fernpunkt immer in Luft gelegen ist, d. h. in einem Medium mit dem Brechungsindex 1.

Für die Betrachtungen des Zusammenhanges zwischen Achsenlänge und Brechkraft ist es am einfachsten, wieder die Dioptrienrechnung anzuwenden. Denn schreibt man die Gleichung in der Form $A = B - D$, so gibt die in Dioptrien ausgedrückte Differenz $B - D$ unmittelbar den Grad der Refraktionsanomalie in Dioptrien an. Es darf dabei nicht übersehen werden, daß infolge der reziproken Werte B bei Myopie kleiner, bei Hyperopie größer als D ist. Man bezeichnet den auf diese Weise für A berechneten Wert als den *Refraktionszustand* des Auges. Dieser gibt die Anzahl der Dioptrien an, welche der dioptrische Apparat des akkommodationslosen Auges zu seiner Brechkraft noch benötigt (Hyperopie) bzw. zuviel hat (Myopie), um parallel auffallende Strahlen auf der Netzhaut zu vereinigen. Für das emmetropische Auge lautet die Formel, da B und D gleich groß sind, $A = 0$. Bei Hyperopie ist A positiv, bei Myopie negativ.

Die häufigste Form der Ametropie besteht erfahrungsgemäß in einer von der Norm abweichenden Achsenlänge eines normal brechenden Auges; d. h. bei normalem D ist B zu groß oder zu klein.

Die Berechnung des Refraktionszustandes bei gegebener Länge des Auges geschieht folgendermaßen. Die Brechkraft des reduzierten Auges von DONDERS

beträgt 66,66 Dioptrien bei einer Achsenlänge von 20 mm. Setzt man diesen Wert für D in obige Gleichung ein, während man unter Berücksichtigung, daß $B = \frac{n_{11}}{b}$ ist, für b statt 0,02 innerhalb der hier in Betracht kommenden Grenzen einen beliebigen größeren (Myopie) bzw. kleineren Wert (Hyperopie) für die Achsenlänge einsetzt, so erhält man den zu dieser Länge gehörenden Refraktionszustand. So gehört z. B. zu einer Achsenlänge von 21 mm ein Refraktionszustand von $A = \frac{1,33}{0,021} - 66,66 = -3,33$ Dioptrien. Im reduzierten Auge von DONDERS entspricht also einer Achsenverlängerung von einem Millimeter ein Ametropiegrad von ungefähr drei Dioptrien. Dieses gilt allerdings nur für geringe Abweichungen von der Norm, bei höheren Graden nimmt der Refraktionszustand bei Myopie langsamer, bei Hyperopie schneller als 3 Dioptrien pro Millimeter zu, wie aus Tabelle 1 zu ersehen ist.

In Tabelle 2 ist die Rechnung für das exakte schematische Auge durchgeführt (v. ROHR¹) und zwar ist hier zu einem gegebenen Ametropiegrad die Achsenlänge berechnet.

Tabelle 1. Das reduzierte Auge von DONDERS.

(Gegeben ist die Achsenlänge, berechnet ist der Ametropiegrad.)

Achsenlänge mm	Ametropiegrad Dioptrien	Achsenlänge mm	Ametropiegrad Dioptrien	Achsenlänge mm	Ametropiegrad Dioptrien ¹
15	+22,01	21	— 3,33	27	—17,41
16	+16,47	22	— 6,20	28	—19,16
17	+11,59	23	— 8,83	29	—20,80
18	+ 7,23	24	—11,24	30	—22,32
19	+ 3,34	25	—13,46	31	—23,76
20	0	26	—15,50	32	—25,09

Tabelle 2. Das exakte schematische Auge von GULLSTRAND.

(Gegeben ist der Ametropiegrad, berechnet ist die Achsenlänge.)

Ametropiegrad Dioptrien	Achsenlänge mm	Ametropiegrad Dioptrien	Achsenlänge mm	Ametropiegrad Dioptrien	Achsenlänge mm
6	22,27	— 3	25,61	—12	30,24
5	22,60	— 4	26,05	—13	30,87
4	22,92	— 5	26,51	—14	31,53
3	23,27	— 6	26,98	—15	32,21
2	23,63	— 7	27,47	—16	32,94
1	24,01	— 8	27,98	—17	33,69
0	24,38	— 9	28,51	—18	34,48
—1	24,78	—10	29,07	—19	35,31
—2	25,19	—11	29,64	—20	36,18

In analoger Weise läßt sich der Refraktionszustand bei normaler Achsenlänge und wechselnder Brechkraft (Krümmungametropie) berechnen, wenn man B konstant läßt und D beliebig variiert.

Der Zusammenhang endlich zwischen Krümmungsradius und Brechkraft des reduzierten Auges von DONDERS läßt sich u. a. in einfacher Weise folgendermaßen berechnen: Es ist $f_1 = 15 \text{ mm} = 3r$; folglich

$$D = -\frac{1}{f_1} = \frac{1}{3r} = \frac{1}{3 \cdot 0,005} = 66,66.$$

¹ ROHR, M. v.; Zur Dioptrik des Auges. Erg. Physiol. 1909, 551.

Setzt man z. B. für $r = 4,9$ mm, so ist $D = 68,03$, d. h. wenn man den Krümmungsradius des reduzierten Auges um 0,1 mm verkleinert, entsteht eine Myopie von 1,37 Dioptrien.

Kombination des aus Auge und Brille zusammengesetzten Systems. Zur Berechnung der Brechkraft des aus Auge und Brille zusammengesetzten Systems benutzt man die Formel $D_{12} = D_1 + D_{11} - \delta D_1 D_{11}$. D_1 bezeichnet die Brechkraft des Brillenglases (in der Richtung des einfallenden Lichtes ist das Brillenglas das erste optische System), D_{11} diejenige des Auges. $\delta = d$, da das die beiden Systeme trennende Medium stets Luft ist; d bedeutet den Abstand des zweiten Hauptpunktes des Brillenglases vom ersten Hauptpunkt des Auges.

Die Betrachtung der Gleichung zeigt zunächst, daß bei *Konvexgläsern* (D_1 ist positiv) die Brechkraft des aus Auge und Brille zusammengesetzten Systems am größten ist, wenn die Brille möglichst nahe an das Auge gebracht wird, da in diesem Falle δ den kleinsten möglichen Wert erhält. Unter Benutzung des reduzierten Auges und unter Vernachlässigung der Dicke des Glases ist $\delta = 0$, wenn das Glas den Scheitel der brechenden Fläche des reduzierten Auges berührt. In diesem Fall ist $D_{12} = D_1 + D_{11}$. Mit zunehmendem Abstand zwischen Brille und Auge nimmt δ immer mehr zu und damit die Brechkraft des ganzen Systems ab. Bei *Konkavgläsern* (D_1 ist negativ; $\delta D_1 D_{11}$ wird zur Brechkraft addiert) ist die Brechkraft des kombinierten Systems am kleinsten, wenn das Konkavglas die Hornhaut berührt, und nimmt von da mit wachsendem δ immer mehr zu.

Einen besonderen Ort nimmt das Brillenglas dann ein, wenn δ so groß ist, daß der zweite Hauptpunkt des Glases mit dem vorderen Brennpunkt des Auges zusammenfällt. Dieses ist für das reduzierte Auge von DONDEERS der Fall, wenn sich das Glas 15 mm vor dem Auge befindet. Es ist dann $\delta = f_1 = \frac{1}{D_{11}}$. Setzt man diesen Wert für δ in die Gleichung ein, so lautet diese $D_{12} = D_1 + D_{11} - \frac{1}{D_{11}} D_1 D_{11}$ oder $D_{12} = D_{11}$, d. h. die Brechkraft eines aus Auge und Brille zusammengesetzten Systems ist gleich der Brechkraft des Auges allein, wenn sich das Glas so weit vor dem Auge befindet, daß der zweite Hauptpunkt des Glases mit dem vorderen Brennpunkt des Auges zusammenfällt.

Die Beziehung zwischen d und D_{12} lassen sich durch ein Kurvenbild veranschaulichen. Trägt man auf der Abszissenachse die Abstände d und auf der Ordinatenachse die zugehörigen Werte von D_{12} auf, so erhält man eine gerade Linie. D_{12} nimmt mit wachsendem d bei Konvexgläsern gleichmäßig ab, bei Konkavgläsern in gleicher Weise kontinuierlich zu. In der Tabelle 3 und 4 auf S. 119 sind die Berechnungen für eine Konvex- bzw. Konkavlinse von 10 Dioptrien bei verschiedenen Werten von d unter Benützung des reduzierten Auges angegeben.

Wenn man, wie dies im folgenden geschehen soll, das aus Auge und Brille zusammengesetzte System nicht nur wie eben hinsichtlich des Zusammenhanges zwischen d und D_{12} betrachtet, sondern auch die Lageveränderungen verfolgt, welche die Kardinalpunkte des zusammengesetzten Systems bei variablem d erfahren, dann erhält man die Beantwortung einer Reihe von Fragen, die sich auf die Brillenkorrektur beziehen und die den praktischen Augenarzt täglich beschäftigen.

Die Lage der *Hauptpunkte* des kombinierten Systems wird durch die Formeln

$$h_1 = H'_{12} = \frac{\delta D_{11}}{D_{12}} \quad \text{und} \quad h_{11} = H'_{12} n_{11} = -\frac{\delta D_1}{D_{12}} n_{11}$$

gefunden. h_1 wird vom ersten Hauptpunkt oder bei Vernachlässigung der Dicke des Glases vom optischen Mittelpunkt der Linse, h_{11} vom zweiten Hauptpunkt des Auges bzw. unter Benützung des reduzierten Auges vom Scheitel der brechenden Fläche gerechnet. In den beigegeführten Tabellen ist der besseren Übersicht wegen auch der Abstand des ersten Hauptpunktes auf den Scheitel des reduzierten Auges bezogen.

Aus Tabelle 3 sind die für eine Konvexlinse von 10 Dioptrien berechneten Werte zu entnehmen. Ein negatives Vorzeichen besagt, daß der in Frage kommende Ort vor dem Scheitel des reduzierten Auges gelegen ist. Die in der zugehörigen Abb. 71a mit H_1 und H_{11} bezeichneten Kurven zeigen den Weg, den die beiden Hauptpunkte des kombinierten Systems einschlagen, wenn die Konvexlinse von der Berührung mit dem Scheitel des reduzierten Auges ($d = 0$) bis auf einen Abstand $d = 30$ mm vor das Auge gebracht wird. Auf der Abszissenachse sind die Werte für d und auf der Ordinatenachse die Entfernungen vom Scheitel des reduzierten Auges in einem genügend weiten Umfang aufgetragen. Der Ort der Netzhaut (N) und des Scheitels (S) des reduzierten Auges ist durch dicker gezeichnete Linien, die parallel zur Abszissenachse verlaufen, hervorgehoben. Die Kurven zeigen folgendes:

H_1 liegt, wenn $d = 0$ ist, im Scheitel des reduzierten Auges. Mit beginnendem Abstand des Brillenglases rückt H_1 etwas vor diesen, um sich jedoch mit weiter zunehmendem d wieder dem Scheitel zu nähern und schließlich, wenn $d = f_1$ geworden ist, zum zweitenmal mit diesem zusammenzufallen. Von da rückt H_1 mit weiterer Entfernung des Glases immer mehr hinter den Scheitel des reduzierten Auges.

Tabelle 3. ($D_1 = +10,0$, $D_{11} = 66,66$).

d	D_{12}	h_{11}	f_1	f_{11}	b	h_1
0	76,66	0	-12,9	17,4	17,4	0
5	73,33	-0,91	-13,18	18,8	17,27	-0,46
10	70,00	-1,90	-14,0	19,0	17,10	-0,48
15	66,66	-3,0	-15,0	20,0	17,0	0
20	63,33	-4,21	-16,05	21,05	16,84	1,05
25	60,00	-5,54	-17,22	22,22	16,68	2,77
30	56,66	-7,05	-18,5	23,5	16,45	5,29

Tabelle 4. ($D_1 = -10,0$, $D_{11} = 66,66$).

d	D_{12}	h_{11}	f_1	f_{11}	b	h_1
0	56,66	0	-18,5	23,5	23,49	0
5	60,00	1,11	-17,22	22,22	23,33	0,55
10	63,33	2,10	-16,05	21,05	23,15	0,52
15	66,66	3,0	-15,0	20,0	23,0	0
20	70,00	3,8	-14,0	19,0	22,8	-0,96
25	73,33	4,54	-13,18	18,18	22,72	-2,28
30	76,66	5,21	-12,9	17,4	22,61	-3,92

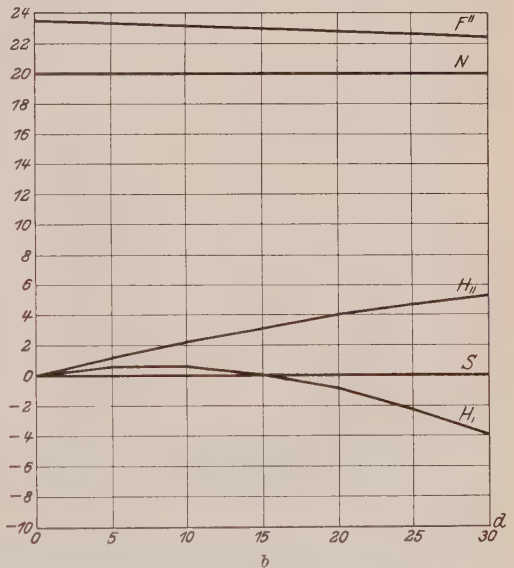
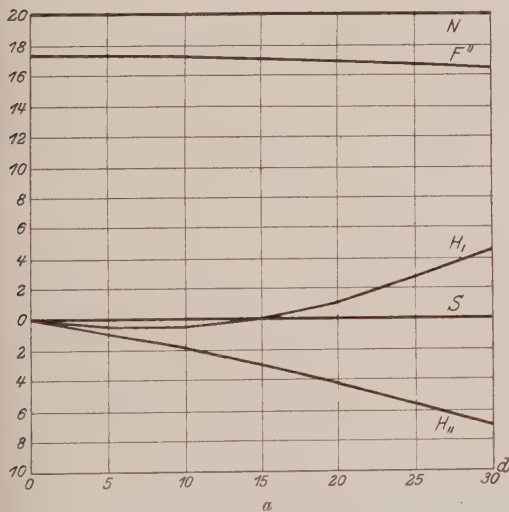


Abb. 71a und b. Einfluß des Brillenabstandes auf die Lage der Kardinalpunkte des kombinierten Systems: a) für ein Konvexglas von 10 Dioptrien. b) für ein Konkavglas von 10 Dioptrien.

H_{11} liegt, wenn $d = 0$ ist, ebenfalls im Scheitel des reduzierten Auges. Mit zunehmendem d rückt H_{11} vor das Auge, und zwar mit wachsender Geschwindigkeit. Wenn $d = f_1$ ist, d. h. wenn der 2. Hauptpunkt des Korrektionsglases mit dem vorderen Brennpunkt zusammenfällt, liegt H_{12} so weit vor dem Scheitel des reduzierten Auges wie der Brennpunkt des ganzen Systems vor der Netzhaut liegt.

Tabelle 4 und Abb. 71b zeigen in analoger Weise die Abhängigkeit der Lage der Hauptpunkte vom Abstand des Brillenglases für eine Konkavlinse von 10 Dioptrien.

Die Lage der *Brennpunkte* des kombinierten Systems geben die Formeln

$$-f_1 = \frac{1}{D_{12}} \quad \text{und} \quad f_{11} = \frac{n_{11}}{D_{12}}.$$

Aus Tabelle 3 ist zu entnehmen, daß bei Benützung einer Konvexlinse die Brennweiten des Gesamtsystems mit wachsendem d größer werden. Denn mit zunehmendem d rückt F_{11} zwar auch nach vorne, aber nicht so schnell wie H_{11} ; dadurch wird der Abstand zwischen H_{11} und F_{11} , d. h. die hintere Brennweite größer und damit die Brechkraft des Gesamtsystems kleiner.

Bei einer Konkavlinse nimmt die Brechkraft mit wachsendem d zu, da H_{11} und F_{11} sich nähern.

Der vordere Brennpunkt des kombinierten Systems fällt mit dem vorderen Brennpunkt des unbewaffneten Auges zusammen, wenn $d = f_1$ ist. Ferner zeigen die Kurvenbilder die Abhängigkeit des *Korrektionswertes* eines Brillenglases von seiner Entfernung vom Auge. Man versteht unter dem Korrektionswerte eines Glases die Höhe der Ametropie, die durch das Glas korrigiert werden kann. Ein ametropisches Auge ist korrigiert, wenn der zweite Hauptbrennpunkt F_{11} des aus Auge und Brille zusammengesetzten Systems in der Netzhaut liegt. Die Achsenlänge b eines solchen korrigierten Auges ist dann jeweils gleich dem Abstand des zweiten Brennpunktes des Gesamtsystems vom Scheitel des reduzierten Auges und wird durch die Formel $b = f_{11} + h_{11}$ berechnet. Ist $d = 0$, so wird z. B. durch ein Konvexglas von 10 Dioptrien ein hyperopisches Auge korrigiert, dessen Achsenlänge $b = f_{11} = 17,4$ mm beträgt. Bei einer Entfernung des Brillenglases von $d = 30$ mm wird ein hyperopisches Auge korrigiert, dessen Achse $b = f_{11} + h_{11} = 23,5 + (-7,05) = 16,45$ mm lang ist, was einer höheren Hyperopie entspricht. *Der Korrektionswert von Konvexgläsern nimmt mit zunehmender Entfernung vom Auge zu.*

Führt man die Betrachtung in der eben besprochenen Weise an der Hand von Abb. 71 b für eine Konkavlinse von 10 Dioptrien durch, so gelangt man zu dem Ergebnis, daß bei Konkavgläsern der Korrektionswert mit zunehmender Entfernung vom Auge abnimmt.

Die Höhe der Ametropie, die ein Brillenglas korrigieren kann, hängt somit nicht nur von der Brechkraft des Glases, sondern auch von seiner Entfernung vom Auge ab.

Im folgenden soll die praktisch wichtige Beziehung zwischen der Stärke der einzelnen Brillengläser und ihrem Korrektionswert besprochen werden, wenn sich das Glas in der üblichen Entfernung von 15 mm vor dem reduzierten Auge befindet. Unter dem Korrektionswert eines Brillenglases versteht man, wie eben erwähnt wurde, die Höhe der Ametropie, die das Glas korrigiert. Die für eine volle Korrektion notwendigen Voraussetzungen können auch in der Form definiert werden, daß eine Ametropie dann durch ein Brillenglas korrigiert ist, wenn parallel auf das Glas auffallende Strahlen so konvergent (Hyperopie) bzw. divergent (Myopie) gemacht werden, daß sie vom Fernpunkt des Auges zu kommen scheinen. Eine Myopie von 10 Dioptrien ist z. B. auskorrigiert, wenn parallele Strahlen durch eine Konkavlinse so divergent gemacht werden, als ob sie von einem Punkt kämen, der sich in 10 cm vor dem Auge befindet. Zur Korrektion ist es also stets notwendig, daß der zweite Brennpunkt des Brillenglases mit dem Fernpunkt des Auges zusammenfällt. Ist $d = 0$, so benötigt man im gewählten Beispiel eine Konkavlinse von 10 Dioptrien; in diesem Fall ist die Brennweite der Linse gleich dem Fernpunktsabstand des myopischen Auges, d. h. Brechkraft und Korrektionswert des Glases sind gleich groß. Wenn sich dagegen das Glas in der üblichen Entfernung von 15 mm vor dem Auge befindet, so kann ein Konkavglas von 10 Dioptrien die Strahlen nicht mehr genügend divergent machen, um eine volle Korrektion herbeizuführen. Die Brennweite q des dazu notwendigen Glases muß dem absoluten Wert nach $q = a - d = 0,1 - 0,015 = 0,085$ m betragen, damit sein Brennpunkt mit dem Fernpunkt des Auges zusammenfällt. Der Korrektionswert eines Konkavglases ist also kleiner als seine Brechkraft beträgt. Die Differenz wächst bei gleichbleibendem Abstand mit der Höhe der Ametropie.

Bei einer Hyperopie von 10 Dioptrien müssen parallele Strahlen so konvergent gemacht werden, daß sie sich im virtuellen Fernpunkte, d. h. 10 cm

hinter dem Scheitel des reduzierten Auges schneiden. Ist $d = 0$, dann ist hierzu eine Konvexlinse von 10 Dioptrien erforderlich; Korrektionswert und die Brechkraft des Glases sind gleich groß. Wenn dagegen das Korrektionsglas in dem gewohnten Abstand von 15 mm vor dem Auge sitzt, so benötigt man eine Konvexlinse, deren Brennweite $\varphi = a + d = 0,1 + 0,015 = 0,115$ m beträgt, also ein schwächeres Glas. Bei Konvexlinsen nimmt der Korrektionswert mit zunehmender Entfernung vom Auge zu.

Bezeichnet man in der üblichen Weise mit a den Fernpunktsabstand des ametropen Auges und mit d die Entfernung des Brillenglases, so benötigt man allgemein zur Korrektion der Ametropie ein Brillenglas, dessen Brechkraft $D = \frac{1}{a + d}$ ist. Die Beziehung zwischen Ametropiegrad A (= Korrektionswert) und Brechkraft D des Glases gibt die Formel $A = \frac{D}{1 - dD}$. In der folgenden Tabelle sind mit Hilfe dieser Formeln (unter Benutzung der neueren schematischen Werte von HELMHOLTZ) die Korrektionswerte für eine Anzahl Brillengläser angegeben, wenn sich das Glas in einem Abstand von 15 mm vor dem Auge befindet (nach HESS¹).

Hyperopie.

Brech- kraft D	Korrektions- wert A (= Ametro- piegrad)	Brech- kraft D	Korrektions- wert A (= Ametro- piegrad)	Brech- kraft D	Korrektions- wert A (= Ametro- piegrad)	Brech- kraft D	Korrektions- wert A (= Ametro- piegrad)
1	1,01	6	6,59	11	13,17	16	21,05
2	2,06	7	7,82	22	14,63	17	22,82
3	3,14	8	9,09	13	16,15	18	24,66
4	4,25	9	10,40	14	17,72	19	26,57
5	5,40	10	11,76	15	19,35	20	28,57

Myopie.

Brech- kraft D	Korrektions- wert A (= Ametro- piegrad)	Brech- kraft D	Korrektions- wert A (= Ametro- piegrad)	Brech- kraft D	Korrektions- wert A (= Ametro- piegrad)	Brech- kraft D	Korrektions- wert A (= Ametro- piegrad)
-1	-0,98	-8	-7,14	-16	-12,90	-24	-17,49
-2	-1,94	-9	-7,92	-17	-13,55	-25	-18,02
-3	-2,87	-10	-8,69	-18	-14,18	-26	-18,52
-4	-3,77	-11	-9,43	-19	-14,79	-27	-19,04
-5	-4,65	-12	-10,17	-20	-15,38	-28	-19,53
-6	-5,50	-13	-10,86	-21	-15,85	-29	-20,01
-7	-6,33	-14	-11,64	-22	-16,41	-30	-20,48
		-15	-12,28	-23	-16,96		

Aus der Tabelle ersieht man, daß z. B. zur Korrektion einer Myopie von 20 Dioptrien bei gewohntem Brillenabstand von 15 mm ein Konkavglas von 29 Dioptrien notwendig ist, während eine Hyperopie von 21 Dioptrien unter gleichen Bedingungen schon durch ein Konvexglas von 16 Dioptrien korrigierbar ist.

Die Brechkraft des zur Korrektion einer Achsenametropie notwendigen Brillenglases läßt sich bei gegebener Achsenlänge und unter der Voraussetzung, daß sich das Glas im vorderen Brennpunkt des Auges befindet, auch direkt aus der NEWTONschen Formel $l_1 l_{11} = f_1 f_{11}$ berechnen. l_{11} ist der Betrag, um den die Achse zu lang (+ l_{11}) bzw. zu kurz (- l_{11}) ist; l_1 bedeutet den Abstand des Fernpunktes vom vorderen Brennpunkt des ametropischen Auges und ist somit gleich der Brennweite des in F_1 befindlichen korrigierenden Glases. Beträgt z. B. die Achsenlänge des reduzierten Auges 26 mm (was einer Myopie von ca. 15,5 Dioptrien entspricht), so ist $l_{11} = 6$ mm. Setzt man diesen Wert in obige Formel ein, so ist $l_1 = -50$ mm, d. h. man benötigt eine Konkavlinse von 20 Dioptrien.

¹ HESS, C.: Die Refraktion und Akkommodation des menschlichen Auges und ihre Anomalien, 3. Aufl., 94. Leipzig 1910.

Astigmatismus. Man bezeichnet in der Ophthalmologie ein Auge als astigmatisch, wenn in den beiden senkrecht zueinander stehenden Hauptmeridianen die Refraktion verschieden groß ist. Fast immer liegt die Ursache hierzu allein in einer Abweichung der optischen Zone der Hornhautvorderfläche von der Kugelgestalt, da schon infolge der geringeren Brechkraft der übrigen Flächen eine asphärische Wölbung weniger von Bedeutung ist. Man spricht von einem Astigmatismus nach der Regel, wenn die Hornhaut im senkrechten Meridian stärker gewölbt ist als im horizontalen, im anderen Fall besteht ein Astigmatismus inversus oder gegen die Regel. Betreffs des physiologischen Astigmatismus und des Zusammenhanges zwischen Krümmungsradius und Brechkraft s. S. 80 u. 108. Als irregulär wird ein Astigmatismus bezeichnet, wenn die Oberfläche der Hornhaut infolge krankhafter Veränderungen unregelmäßig gewölbt ist, so daß die Brechung schon innerhalb eines und desselben Meridians in unregelmäßiger, d. h. nicht gesetzmäßiger Weise erfolgt.

Der Einfluß, den eine astigmatische Hornhautvorderfläche auf den Strahlengang des gebrochenen Bündels ausübt, läßt sich durch das STURMSche Conoid veranschaulichen, wenn man sich dabei auf die Betrachtung der Lage der beiden hinteren Brennpunkte zur Netzhautebene beschränkt (vgl. S. 107). Je nach der Stelle, in welcher das astigmatische Bündel von der Netzhaut geschnitten wird, unterscheidet man klinisch fünf verschiedene Formen (vgl. Abb. 68a): Der Schnittpunkt der Netzhaut mit der optischen Achse liegt 1. vor F'_{11} : die Refraktion ist in beiden Meridianen hyperopisch, jedoch um einen verschiedenen großen Betrag = zusammengesetzter hyperopischer Astigmatismus; 2. in F'_{11} : Die Refraktion ist in einem Meridian hyperopisch, im anderen emmetropisch = einfacher hyperopischer Astigmatismus; 3. zwischen F'_{11} und F''_{11} : die Refraktion ist in einem Meridian hyperopisch, im anderen myopisch = gemischter Astigmatismus; 4. in F''_{11} : die Refraktion ist in einem Meridian emmetropisch, im anderen myopisch = einfacher myopischer Astigmatismus; 5. hinter F''_{11} : die Refraktion ist in beiden Meridianen myopisch, aber um einen verschiedenen großen Betrag = zusammengesetzter myopischer Astigmatismus. Die durch die astigmatische Wölbung bedingte Differenz der Brechkraft der beiden Hauptmeridiane wird durch ein geeignetes Zylinderglas ausgeglichen. Wenn die Netzhautebene nicht durch F'_{11} oder F''_{11} geht, so ist zur Korrektur neben dem Zylinderglas noch ein sphärisches Glas notwendig.

Die klinische Untersuchung der Hornhautwölbung geschieht, wenn es sich nur um eine allgemeine Orientierung handeln soll, mit dem Keratoskop von Placido. Dieses besteht aus einer an einem Stiel befestigten runden Scheibe mit abwechselnd schwarzen und weißen konzentrischen Kreisen. Besteht z. B. ein Astigmatismus nach der Regel, so erscheinen die von der Hornhaut gespiegelten Kreise infolge der stärkeren Wölbung des vertikalen Meridians als horizontal gestellte Ellipsen. Die genaue Untersuchung erfolgt mit dem *Ophthalmometer von Javal und Schiötz*¹. Die Messungen beruhen auf demselben Prinzip der Verdoppelung, wie sie auf S. 79 geschildert wurden.

Ein Unterschied gegenüber dem Ophthalmometer von HELMHOLTZ² liegt darin, daß die Verdoppelung anstatt durch zwei planparallele Glasplatten durch feststehende doppeltbrechende Kalkspatprismen erzielt wird und die Größe der seitlichen Verschiebung daher konstant ist. (Wollte man die hierdurch

¹ JAVAL, E. u. SCHIÖTZ: Un ophthalmomètre pratique. Ann. d'Ocul. **86**, 5 (1881). — JAVAL, E.: Über Ophthalmometrie. VII. periodischer internationaler Ophthalmologenkongr. Heidelberg 1888, 25, 104, 305 — L'ophthalmométrie clinique. Beitr. z. Psychol. u. Physiol. d. Sinne. Festschr. für H. v. HELMHOLTZ 1891, 37.

² HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., **1**, 9. Hamburg u. Leipzig 1909,

gegebenen Verhältnisse auf den S. 79 beschriebenen Versuch übertragen, so müßte demnach der Winkel, den die Glasplatte mit der Papierebene bildet, konstant sein.) Das Hornhautbildchen muß deshalb stets eine und dieselbe bestimmte Größe haben, damit bei der Verdoppelung die erforderliche Berührung (bzw. teilweise Überdeckung) seiner Ränder zustande kommen kann. Der Gegenstand selbst wird durch zwei kleine Figuren und deren gegenseitigen Abstand gebildet (Abb. 72a). Durch gegenseitiges Nähern bzw. Entfernen der beiden Figuren läßt sich die Größe des Gegenstandes beliebig variieren, um auf diese Weise den von der Hornhaut gespiegelten Bildchen die für die Verdoppelung notwendige Größe zu geben. Die Figuren bewegen sich bei der Einstellung auf einem Kreisbogen, dessen Mittelpunkt ungefähr mit dem Krümmungsmittelpunkt der Hornhaut zusammenfällt. Abb. 72b zeigt die durch das Fernrohr des Apparates umgekehrt gesehenen Spiegelbildchen bei richtiger Einstellung auf den horizontalen Meridian; die Klammern zeigen die Größe der Bildchen und den Betrag, um welchen letztere sich bei der Ausgangsstellung überdecken müssen. Ist die Hornhaut sphärisch gewölbt, so bleibt die gegenseitige Lage der Bildchen bei Drehungen des Bogens unverändert. Ist dagegen der vertikale Meridian stärker gekrümmt, so werden die Bildchen bei senkrechter Stellung des Bogens kleiner. Dadurch greifen bei Drehung des Bogens aus der horizontalen in die vertikale Lage die beiden mittleren Bildchen übereinander, und zwar ist die Einrichtung so getroffen, daß jede Stufe des Treppchens, die von dem Rechteck bedeckt wird, einer Dioptrie Brechungsunterschied zwischen den beiden Hauptmeridianen entspricht. Abb. 72c zeigt die

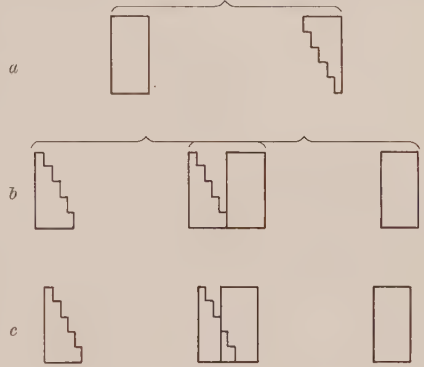


Abb. 72 a c. Spiegelbilder des Ophthalmometers von JAVAL-SCHIÖTZ.

partielle Überlagerung der beiden mittleren Bildchen für einen horizontalen Meridian, einer anderen Hornhaut, deren Brechkraft um 2 Dioptrien größer ist.

Sehr häufig liegen die Hauptmeridiane nicht in einer Vertikal- bzw. Horizontalebene, sondern sie sind schief zu dieser orientiert. Um ein solches Auge, das mit Astigmatismus mit schiefen Achsen behaftet ist, durch Gläser korrigieren zu können, muß die Achsenstellung der Hauptmeridiane bekannt sein. Da letztere stets senkrecht aufeinander stehen, genügt es, den Winkel anzugeben, den der eine Hauptmeridian mit der Horizontalebene bildet. Mittels des Ophthalmometers von JAVAL und SCHIÖTZ läßt sich dieser Winkel unmittelbar in Graden ablesen. Wenn nämlich der Bogen des Ophthalmometers, an dem die Figuren angebracht sind, nicht in derselben Ebene liegt wie einer der beiden Hauptmeridiane, dann stehen die Bildchen nicht wie in Abb. 72b auf einer gemeinsamen geraden Linie, sondern je zwei zueinander gehörende Bildchen auf einer eigenen. Man dreht in einem solchen Fall den Bogen des Ophthalmometers so lange, bis die Bildchen auf einer Linie stehen, und liest die hierzu notwendige Stellung des Bogens an einer Skala in Winkelgraden ab.

Ein Nachteil des Ophthalmometers von JAVAL und SCHIÖTZ liegt darin, daß nicht die Krümmung der mittleren Teile der optischen Zone der Hornhaut gemessen wird, sondern deren peripher davon gelegene Randzone. Betrachtet man die Hornhautbildchen mit unbewaffnetem Auge, so erkennt man, daß sich die Bildchen beim Drehen des Bogens auf einem Kreis bewegen, dessen Durchmesser annähernd 3 mm beträgt. Man mißt also den Schnittpunkt der Horn-

hautnormalen im Bereich dieses Kreises. Eine isolierte kleine zentrale Wölbungsanomalie der Hornhaut, die für die Sehschärfe des Patienten von ausschlaggebender Bedeutung wäre, entgeht auf diese Weise der Beobachtung.

Ein von SUTCLIFFE¹ konstruiertes Ophthalmometer ermöglicht es, den Hornhautastigmatismus durch eine einzige Einstellung zu messen, indem die Krümmung der beiden Hauptmeridiane gleichzeitig kontrolliert wird.

Die objektive Bestimmung des Refraktionszustandes geschieht für gewöhnlich durch die *Skioskopie* (vgl. auch S. 140). Wenn man die Pupille mittels eines kleinen durchlochten undurchsichtigen Spiegels zum Aufleuchten bringt (s. S. 137) und dann eine langsame Drehung des Spiegels z. B. um eine senkrechte Achse ausführt, so verschwindet der rote Reflex nicht plötzlich, sondern die Verdunkelung der Pupille beginnt an einer Seite und breitet sich von hier bei weiterer Drehung des Spiegels über die ganze Pupille aus. Dem roten Reflex folgt also ein Schatten, und diesem verdankt die Methode den Namen Schattenprobe oder Skioskopie. Dreht man den Spiegel wieder in seine Anfangslage zurück, so taucht der rote Reflex wieder an der einen Seite auf und erstreckt sich allmählich über das ganze Pupillargebiet, um bei weiterer Drehung des Spiegels an der gegenüberliegenden Seite der Pupille zu verschwinden. Nun kann das Wandern des roten Reflexes im gleichen Sinn erfolgen wie die Drehung des Spiegels oder entgegengesetzt. Dreht man z. B. den Spiegel in der Weise, daß die von dem Spiegel reflektierten Strahlen über dem äußeren Auge von der nasalen nach der temporalen Seite hin wandern, so beginnt je nach dem Refraktionszustand des Untersuchten der rote Reflex ebenfalls an der nasalen Seite der Pupille und verschwindet nach Aufleuchten der ganzen Pupille an der temporalen Seite, oder aber er verläuft in entgegengesetztem Sinne: trotzdem die von dem Spiegel reflektierten Strahlen bei Drehung des Spiegels über dem Auge z. B. von links nach rechts verlaufen, erscheint der aus der Pupille kommende Reflex zuerst an der rechten Seite der Pupille und wandert von rechts nach links, um an der linken Seite der Pupille zu verschwinden. Für die Refraktionsbestimmung ergibt sich folgendes: Führt man die Untersuchung mit einem Planspiegel aus, so wandert der aus dem Auge kommende Reflex in entgegengesetztem Sinne wie die Drehung des Spiegels, wenn der Fernpunkt des untersuchten Auges zwischen dem Auge des Beobachters und demjenigen des Untersuchten liegt; bei allen anderen Lagen des Fernpunktes erfolgt die Bewegung in gleichem Sinne. Befindet sich das Auge des Beobachters in einer Entfernung von 50–60 cm (Länge des ausgestreckten Armes) vor dem Patientenauge, so geht demnach der Schatten entgegengesetzt, wenn eine Myopie von mehr als 2 Dioptrien vorliegt, dagegen im gleichen Sinne, wenn eine Hyperopie, Emmetropie oder Myopie von weniger als 2 Dioptrien besteht. Um die genaue Refraktion zu bestimmen, stellt man zunächst fest, in welchem Sinne sich der rote Reflex bewegt, und setzt dann so lange stärkere Korrektionsgläser unmittelbar vor das Auge des Patienten, bis ein Umschlag in der Bewegungsrichtung des roten Reflexes erfolgt. Bei der angenommenen Entfernung des Beobachters von ca. 55 cm kann ein Umschlag nur dann bemerkt werden, wenn der Fernpunkt des aus Auge und vorgeschaltetem Glas zusammengesetzten Systems diese Entfernung in der einen oder anderen Richtung überschreitet. In diesem Zustand ist jedoch ein myopisches Auge noch um 2 Dioptrien unterkorrigiert, während dieser Fernpunktsabstand für ein emmetropisches und ein hyperopisches Auge schon eine Überkorrektion von 2 Dioptrien bedeutet. Man muß deshalb von der Brechkraft des benötigten Glases stets zwei Dioptrien (im algebraischen Sinne) abziehen, um das einer Vollkorrektion entsprechende Glas zu ermitteln. (Ist z. B. der Umschlag nach Vorsetzen einer Konkavlinse von 3 Dioptrien eingetreten, so besteht [wenn d gleich Null gesetzt wird] eine Myopie von -5 Dioptrien. Bei Emmetropie erfolgt der Umschlag bei $+2,0$; ein Umschlag bei $+3$ Dioptrien entspricht dann einer Hyperopie von 1 Dioptrie usw.) Befindet sich die Skioskopierleiter (eine schmale Holzleiste, in welche die Korrektionsgläser eingelassen sind) 15 mm vor dem untersuchten Auge (was ungefähr erreicht wird, wenn die Leiter den oberen Orbitalrand berührt), so ergibt die Skioskopie nach Abzug der eben erwähnten 2 Dioptrien unmittelbar die Brechkraft des zur Korrektur notwendigen Brillenglases, da sich auch dieses für gewöhnlich in einem Abstand von 15 mm vor dem Auge befindet. Den wirklichen Refraktionszustand ($-$ Korrektionswert des Glases) entnimmt man aus der S. 121 angegebenen Tabelle.

Findet man, daß bei einem und demselben Auge bei Drehungen des Spiegels um eine senkrechte Achse der rote Reflex sich z. B. im gleichen Sinne bewegt, dagegen bei Drehungen um eine horizontale Achse in entgegengesetztem Sinne, so besteht in den beiden senkrecht zueinander senkrechten Meridianen verschiedene Refraktion, d. h. das untersuchte Auge ist astigmatisch.

¹ SUTCLIFFE, J. H.: One-position ophthalmometry. The optician and photographic trades review **33**, Suppl., 8. London 1907.

Die Frage nach der *Ätiologie der sphärischen Refraktionsanomalien*, insbesondere nach der Genese der Myopie, stand von jeher im Mittelpunkt des Interesses und hat im Laufe der Zeit zur Aufstellung einer Reihe von Theorien geführt, die aber heute noch keine vollständig befriedigende Lösung zu bringen vermocht haben. Daß hierbei gerade die Myopie im Vordergrund der Betrachtungen steht und der Versuch, ihre Entstehung und ihren Verlauf zu erklären, den Anlaß zu einer unzähligen Menge von Arbeiten gegeben hat, wird begreiflich, wenn man an die schweren Schädigungen denkt, welche die Kurzsichtigkeit in ihren höheren Graden zur Folge haben kann.

Von den zahlreichen Theorien können hier nur diejenigen Erwähnung finden, die aus der letzten Zeit stammen und der Diskussion für wert gehalten wurden. Alle diese Theorien stimmen zunächst darin überein, daß die Vererbung für die Entstehung der Refraktionsanomalien von ausschlaggebender Bedeutung ist. Man sieht ja auch immer wieder, wie z. B. in der überwiegenden Zahl der kurzsichtigen Kinder der Vater oder die Mutter oder beide Eltern kurzsichtig waren.

Die Bestimmungen des Refraktionszustandes der Neugeborenen zeigen, seitdem die Untersuchungen durch Einträufeln von Atropin unter Ausschaltung der Akkommodation ausgeführt werden, daß sämtliche Neugeborenen hyperopisch sind und daß eine angeborene Myopie zu den größten Ausnahmen zählt. So fand z. B. HERRNHEISER¹ unter 1920 Augen von Säuglingen nur zweimal Myopie, alle übrigen waren hyperopisch; die Werte bewegten sich dem Grade nach zwischen einer und sechs Dioptrien, wobei die niedrigen Grade bei weitem überwogen. Die

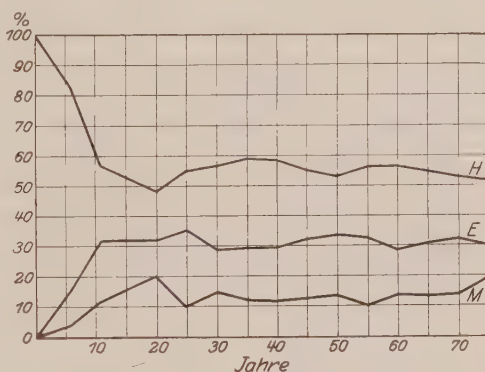


Abb. 73.
Entwicklung und Verlauf des Refraktionszustandes.

Achsenlänge schwankt schon beim Neugeborenen innerhalb beträchtlicher Grenzen, sie mag als Durchschnittswert ungefähr 16,4 mm betragen (WEISS²). Wenn trotz des kurzen sagittalen Durchmessers nur eine geringe Hyperopie besteht, so kann diese nur durch eine entsprechend erhöhte Brechkraft des dioptrischen Apparates des Neugeborenen gegenüber dem des Erwachsenen erklärt werden. Die Hornhaut zeigt zwar auch eine etwas stärkere Wölbung, aber der Refraktionsausgleich erfolgt vor allem durch die fast kugelige Gestalt der Linse (AXENFELD³, ELSCHNIG⁴).

Aus diesen Refraktionsbestimmungen ergibt sich die für die Beurteilung der Vererbung der Myopie sehr wichtige Tatsache, daß die Neugeborenen nicht mit dieser Anomalie auf die Welt kommen.

Verfolgt man die weitere Entwicklung des Refraktionszustandes, so findet man, wie Abb. 73 in Kurvenform übersichtlich zeigt (HERRNHEISER), daß die

¹ HERRNHEISER: Die Refraktionsentwicklung des menschlichen Auges. Z. Kinderheilk. **13**, 342 (1892).

² WEISS, L.: Über das Wachstum des menschlichen Auges und über die Veränderung der Muskelinsertionen am wachsenden Auge. Anat. Hefte. Herausgeg. von FR. MERKEL u. R. BONNET **8**, H. 25, 165. Wiesbaden 1897.

³ AXENFELD, TH.: Über den Brechungswert der Hornhaut und der Linse beim Neugeborenen nebst Bemerkungen über Ophthalmometrie an Leichenaugen. Z. Psychol. u. Physiol. **15**, 71. Leipzig 1897.

⁴ ELSCHNIG, A.: Bemerkungen über die Refraktion der Neugeborenen. Z. Augenheilk. **11**, 10 (1904).

hyperopische Refraktion, die bei der Geburt 100% betrug, rasch abnimmt, und daß der Verlust der Hauptsache nach durch emmetropische und im geringeren Maße durch myopische Augen ersetzt wird. Die Hyperopie bleibt aber während des ganzen Lebens der vorherrschende Refraktionszustand. Auf Grund zahlreicher Statistiken ist das Ansteigen der Myopiekurve in den beiden ersten Dekaden vor allem durch den Zuwachs bedingt, den die Kurzsichtigkeit durch die Schulkinder erfährt.

Die bis zum Schulbeginn zum größten Teil emmetropischen Kinder werden in den ersten Klassen myopisch, und von da ab nimmt die Häufigkeit und der Grad der Kurzsichtigkeit von Klasse zu Klasse zu, um schließlich am Ende der Wachstumsperiode stationär zu bleiben. Hält in Ausnahmefällen die Zunahme der Kurzsichtigkeit bei einem Individuum über diese Zeit hinaus an, so kann es zu jenen unglücklich verlaufenden Fällen kommen, die später durch Netzhautblutungen oder Netzhautablösung zur praktischen Erblindung führen.

Da die einschlägigen systematischen Untersuchungen an Volksschülern und an Lehrlingen, die weniger anstrengende Naharbeiten auszuüben haben, wesentlich günstigere Resultate brachten als die bei Gymnasialschülern erhobenen Statistiken, wurde die Entwicklung der Myopie auf den ungünstigen Einfluß der Naharbeit zurückgeführt und in diesem Sinne von einer Schulmyopie gesprochen.

Aber nicht alle Gymnasialschüler werden trotz gleicher Betätigung kurzsichtig, sondern immer nur ein Teil derselben, und zwar meistens diejenigen, deren Eltern kurzsichtig waren. Da niemand kurzsichtig auf die Welt kommt, nahm man an, daß die Myopie zwar nicht selbst, wohl aber die Disposition zu dieser vererbt wird. Durch die angestrenzte Naharbeit werden die durch Vererbung zu Myopie disponierten Kinder kurzsichtig.

Die Bestrebungen gingen nun dahin, den schädlichen Einfluß der Naharbeit auf die Entwicklung der Myopie zu klären.

Ein myopisches Auge ist dadurch charakterisiert, daß seine Achse relativ zu lang ist; dabei ist zwar die absolute Länge des Auges an keine Größe gebunden, denn ein normal gebautes Auge kann infolge zu starker Wölbung der Hornhaut ebenfalls kurzsichtig sein, aber es unterliegt, wie die täglichen Untersuchungen zeigen, keinem Zweifel, daß bei weitem die häufigste Ursache der Myopie in einer zu großen sagittalen Achse des Auges liegt. Die von der Norm abweichende Achsenverlängerung entwickelt sich in den ersten Lebensjahren und äußert sich in einer Dehnung des hinteren Augenabschnittes, während die vorderen Teile des Bulbus keine Veränderungen zeigen. Man sieht daher, und zwar häufig schon bei verhältnismäßig geringen Graden von Kurzsichtigkeit, mit dem Augenspiegel die typischen Dehnungserscheinungen, die in Form des temporalen Konus (weiße Sichel am temporalen Rand der Papille) ihren Anfang nehmen und mit Fortschreiten der Kurzsichtigkeit zu dem typischen Bild der peripapillären Aderhautatrophie führen. Bei hohen Graden von Kurzsichtigkeit nimmt der Bulbus durch die Dehnung des hinteren Poles eine schon äußerlich sichtbare charakteristische Form an, wie man sich an enucleierten myopischen Augen überzeugen kann; der Sehnerveneintritt ist nach der nasalen Seite verschoben, während der hintere Pol des Bulbus traubenförmig ausgebuchtet sein kann (*Staphyloma verum*). Die Sclera ist in der ganzen hinteren Polgegend papierdünn, ohne jedoch in ihrer histologischen Zusammensetzung einen Unterschied gegenüber der normalen Sclera zu zeigen.

Die Ursache der Dehnung liegt in der geringen Widerstandsfähigkeit der hinteren Scleralpartien gegenüber dem intraokularen Druck. Die angeborene abnorme Nachgiebigkeit der Sclera stellt die erbliche Disposition zur Myopie dar.

Die weiteren Untersuchungen waren jetzt darauf gerichtet, den Zusammenhang zwischen der Naharbeit und einer dabei etwa auftretenden Drucksteigerung zu erforschen. Die Veränderungen, die das Auge bei der Naharbeit erfährt, bestehen in dem Akkommodationsvorgang und der damit in Zusammenhang stehenden Konvergenz der Augenachsen. Während man früher die Kontraktion des Ciliarmuskels für die Drucksteigerung verantwortlich machte, gelang es HESS und HEINE¹, durch experimentelle Versuche festzustellen, daß auch maximale Ciliarmuskelkontraktionen am Säugerauge keinen Einfluß auf die Höhe des intraokularen Druckes ausüben. An Stelle der dadurch unhaltbar gewordenen *Akkommodationshypothese* trat die *Konvergenzhypothese*, welche die Ursache der Dehnung in einer direkten Kompression des Auges durch die bei der Konvergenz kontrahierten äußeren Augenmuskeln sieht. Diese Hypothese gewinnt dadurch wesentlich an Wahrscheinlichkeit, daß tatsächlich eine Erhöhung des intraokularen Druckes unter dem Einfluß der Kontraktion der äußeren geraden Muskeln experimentell am Säugerauge nachgewiesen werden konnte (HESS und HEINE).

STILLING² nahm an, daß bei einer niedrig gebauten Orbita, wie diese seiner Ansicht nach häufig bei Myopen vorkommt, durch den M. obliquus superior ein dauernder Druck auf die Oberfläche des Bulbus ausgeübt wird, der eine Vergrößerung des sagittalen Durchmessers zur Folge hat.

Der Wechsel in der Anerkennung der beiden obengenannten Hypothesen war auch von praktischer Bedeutung. Unter Berücksichtigung einer vermeintlichen, durch die Kontraktion des Ciliarmuskels auftretenden Drucksteigerung wurden dem Myopen für die Nähe keine Gläser verordnet, um ihm seine Fähigkeit zu lassen, ohne Akkommodation, wenn auch in großer Nähe, zu lesen. Demgegenüber verlangt die Konvergenzhypothese auch für die Nähe eine Korrektur der Myopie, damit die Naharbeit aus der üblichen Entfernung von 30 cm ausgeführt werden kann und eine übermäßige Konvergenzstellung der Augen verhindert wird.

Auf wieder andere Weise erklärt THORNER³ den Zusammenhang zwischen Naharbeit und Kurzsichtigkeit: Durch die diskontinuierlichen Augenbewegungen, wie sie beim Lesen stets vorkommen, wird eine Zerrung an der Sclera ausgeübt. Die Zerrung ist durch das plötzliche Anhalten des Bulbus bedingt, indem sowohl die einzelnen Teile der Sclera als auch der Opticus infolge des Beharrungsvermögens das Bestreben haben, die Bewegung tangential fortzusetzen. Wenn auch der einzelne Stoß dabei sehr gering ist, so kann, wie THORNER meint, durch die sehr häufige Wiederholung desselben (25000 mal bei einstündigem Lesen!) die Sclera ihre Festigkeit allmählich einbüßen.

Nach der Ansicht von WEISS⁴ hat ein zu kurzer Opticus eine Zerrung am hinteren Augenpol zur Folge, und zwar insbesondere während der Naharbeit, weil hierbei die Bulbi nach innen unten gerichtet sind und die Sehnerven durch die entgegengesetzte Bewegung des hinteren Bulbusabschnittes besonders gestreckt werden. Die Zerrung bedingt seiner Meinung nach besonders in hierzu

¹ HESS u. HEINE: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Akkommodation auf den intraokularen Druck. Graefes Arch. **46**, 243 (1898) (s. S. 152 dieses Handbuches).

² STILLING, J.: Über Schädelbau und Refraktion. VII. Period. internat. Ophthalmologenkongr. Heidelberg 1888, 97 — Untersuchungen über die Entstehung der Kurzsichtigkeit. Wiesbaden 1887.

³ THORNER, W.: Über den Zusammenhang zwischen Naharbeit und Kurzsichtigkeit. Klin. Mbl. Augenheilk. I. S., **46**, 10 (1908).

⁴ WEISS, L.: Über Länge und Krümmung des Orbitalstückes des Sehnerven und deren Einfluß auf die Entstehung der Kurzsichtigkeit. Tageblatt der 58. Versamml. dtsch. Naturf. u. Ärzte in Straßburg 1885, 498.

disponierten Augen eine Resistenzverminderung des hinteren Abschnittes, welche infolge der mit der Akkommodation einhergehenden Erhöhung des intraokularen Druckes zur Ausbuchtung dieses Teiles des Augapfels führt. Dazu besteht noch die Möglichkeit, wie WEISS meint, daß schon allein durch die Zerrung der intraokularen Druck erhöht wird, weil hierdurch der Flüssigkeitsabfluß aus dem Auge behindert ist. Die Variation in der Länge des Sehnerven ist richtig, aber später angestellte diesbezügliche zahlreiche anatomische Untersuchungen konnten nicht den Nachweis bringen, daß gerade ein Zusammenhang zwischen kurzem Sehnerv und Myopie besteht.

In neuerer Zeit (1913) hat STEIGER¹ als einziges für die Entstehung und den weiteren Verlauf der Refraktionsanomalie in Betracht kommendes Moment die Vererbung angesehen. Nach seiner Ansicht ist der Verlauf, den die Myopie des einzelnen Individuums nimmt, in keiner Weise beeinflussbar, sondern die Art und der Grad des sich später entwickelnden Refraktionszustandes ist durch Vererbung schon bei der Geburt bestimmt. Die Naharbeit hat nach seiner Theorie also nicht den geringsten Einfluß auf die Entstehung der Kurzsichtigkeit. Wenn man die familiären Verhältnisse eines Kurzsichtigen genauer wie bisher und in systematischer Weise untersucht, indem unter Berücksichtigung, daß öfters bei der Vererbung eine Generation übersprungen wird, auch nach der Refraktion der Großeltern geforscht wird, gelingt es häufiger als bisher, eine erbliche Belastung nachzuweisen. Ferner ist es nach STEIGER nicht zugänglich, die bei Naharbeitern, z. B. Buchdruckern, Lithographen usw., gewonnenen Statistiken mit den bei Landarbeitern erhobenen Befunden zu vergleichen, um daraus den ungünstigen Einfluß der Naharbeit feststellen zu wollen. Denn es sind gerade die Myopen, welche Naharbeit erfordernde Berufe ergreifen, weil sie diese gut ausüben können, und in mancher Hinsicht sogar dem Emmetropen überlegen sind. Der Grund der Häufigkeit der Myopie in den Gymnasialklassen ist, wie STEIGER hervorhebt, darin zu suchen, daß es sich hier der Hauptsache nach um Kinder handelt, die sich aus Kreisen zusammensetzen, in deren Aszendenz die Kurzsichtigkeit besonders weitverbreitet ist. Von besonderem Interesse ist, wie STEIGER betont, die Betrachtung des Refraktionszustandes bei den Naturvölkern. Bei diesen sind höhere Refraktionsanomalien seltener zu finden wie bei den Kulturvölkern. Die Naturvölker sind zu ihrer Selbsterhaltung viel mehr auf ihre Sehschärfe angewiesen wie wir; dort gibt es keine Brillen und auch keine Beschäftigungen, die sich für Kurzsichtige eignen. Während mit fortschreitender Kultur auch der höher Kurzsichtige eine Reihe von Berufen voll ausüben kann, ist ein Neger oder Indianer mit dem gleichen Refraktionszustand nicht in der Lage, die für seine Selbsterhaltung notwendigen Bedingungen zu erfüllen; er geht im Kampf ums Dasein unter und wird als Vererbungsträger eliminiert.

Ein Blick auf Refraktionsverhältnisse in der Tierreihe lehrt, daß in analoger Weise bei den wild lebenden Tieren eine myopische Refraktion im Gegensatz zu unseren Haustieren zu den Seltenheiten gehört.

Durch die Arbeiten von STEIGER ist das Problem der Genese der sphärischen Refraktionsanomalien wieder erneut Gegenstand lebhafter Diskussionen geworden. Seine Theorie hat viele Anhänger gefunden, aber das Problem des Zusammenhanges zwischen Naharbeit und ungünstiger Beeinflussung der Myopie kann sicher heute noch nicht endgültig im STEIGERSchen Sinne beantwortet werden.

¹ STEIGER, A.: Die Entstehung der sphärischen Refraktionen des menschlichen Auges (Übersichtigkeit · Normalsichtigkeit — Kurzsichtigkeit). Berlin: S. Karger 1913. — Vgl. auch das ausführliche Referat von A. SIEGRIST: Klin. Mbl. Augenheilk. II. S., 41, 64 (1913).

Zweifellos sind viele statistischen Erhebungen, die mit zur Hypothese der Schulmyopie beigetragen haben, unzulänglich und beruhen, wie STEIGER betont, teilweise auf falschen Voraussetzungen, aber deswegen ist noch nicht der Beweis erbracht, daß die Naharbeit überhaupt keinen Einfluß auf die Entwicklung der zur Myopie disponierten Augen hat.

Wenn STEIGER auf die Variabilität der optischen Konstanten emmetropischer Augen hinweist, unter denen insbesondere die Hornhautwölbung und dementsprechend die Achsenlänge innerhalb beträchtlicher Grenzen schwanken kann, so überwiegen doch bei weitem, wie die täglichen Untersuchungen lehren, die auf anormale Achsenlänge beruhenden Refraktionsanomalien gegenüber den Krümmungsametropien. Ebenso zählen die von ihm angegebenen Fälle von Konusbildung in emmetropischen oder gar hyperopischen Augen doch sicher zu den großen Seltenheiten.

Während sich einzelne Erscheinungen durch die STEIGERSche Theorie leichter erklären lassen wie durch die älteren Hypothesen, so z. B. das Einsetzen der Myopie in den ersten Lebensjahren vor dem Beginn der Naharbeit, so gibt es doch andererseits Veränderungen, die sich mit dieser Theorie schwer in Einklang bringen lassen. Hierhin gehören vor allem die schweren Dehnungserscheinungen bei den extremen Myopiegraden, die sich in Einrissen der Aderhaut und in einer hochgradig verdünnten Sclera äußern. Aus diesem Grunde wurde auch von Anhängern der STEIGERSchen Theorie die früher viel erörterte und meist in verneinendem Sinne beantwortete Frage neu aufgeworfen, ob nicht die extreme Myopie eine Veränderung darstellt, die mit der Myopie geringen oder mittleren Grades artverschieden ist. Im Gegensatz zu STEIGER wird dabei angenommen, daß bei extremer Myopie nicht nur ein quantitativer Unterschied besteht, sondern daß hier eine abnorme Anlage vorliegt, die schon zu den Mißbildungen zu rechnen ist, als deren Folge die Dehnung und Ausbuchtung des hinteren Abschnittes der Sclera zustande kommt¹.

In neuester Zeit (1924) stellte VOGT² unter Anerkennung der STEIGERSchen Vererbungstheorie die Hypothese auf, daß das Volumen des hinteren Augenabschnittes durch das postembryonale Wachstum der Netzhaut bestimmt wird, dem sich die äußeren Augenhüllen anpassen. Nach VOGT hat ein achsenmyopisches Auge eine groß angelegte Netzhaut, während eine mittlere bzw. eine klein angelegte Netzhaut ein emmetropisches bzw. hyperopisches Auge zur Folge haben muß. Eine wesentliche Stütze seiner Ansicht sieht VOGT darin, daß die Maculazapfen im myopischen Auge ebenso dicht stehen wie im emmetropischen Auge, so daß also das Neuroepithel der myopischen Netzhaut die Dehnungsprozesse nicht mitmacht.

Die Entstehung der sphärischen Refraktionen ist noch nicht geklärt. Zweifellos bringt jede ernst zu nehmende Theorie wieder neue Anregung zu Untersuchungen und Überlegungen. So lange keine Theorie den Beweis für ihre völlige Richtigkeit bringen kann, wird man vom ärztlichen Standpunkt aus die Myopie in den Schulen nach wie vor nach den Grundsätzen der Konvergenzhypothese behandeln, denn sonst ist die Verantwortung, die der Schularzt auf sich nimmt, zu groß.

Netzhäutbildgröße und Sehschärfe.

Die Größe des Netzhäutbildes, welches das optische System eines emmetropischen Auges von einem weit entfernten Gegenstand PP' auf der Netzhaut

¹ Vgl. E. v. HIPPEL: Der jetzige Stand der Lehre von der Kurzsichtigkeit. Göttingen 1923. S. 16.

² VOGT, A.: Zur Genese der sphärischen Refraktionen. Ber. dtsh. ophthalm. Ges. 1924. S. 67.

entwirft, wird, wie schon S. 93 besprochen wurde, durch den Strahl bestimmt, der von P' aus durch den vorderen Brennpunkt des in Akkommodationsruhe befindlichen Auges geht und deshalb nach der Brechung im Glaskörper parallel zur optischen Achse verläuft (Abb. 74). Da der Bildpunkt von P' auf diesem im letzten Medium achsenparallel verlaufenden Strahl liegt, bleibt der Ort, an welchem das Bild entsteht ohne Einfluß auf die Bildgröße. Letztere ist nur von der Brennweite des in Frage kommenden Auges abhängig; sie ist in verschiedenen schematischen Augen der vorderen Brennweite direkt oder, da $\frac{1}{f_1} = D$ ist, der Brechkraft des vorliegenden Auges umgekehrt proportional.

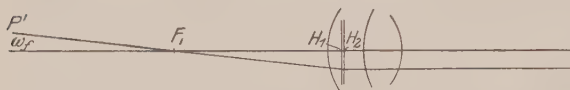


Abb. 74. Beziehung zwischen Brennpunktswinkel und Netzhautbildgröße.

In verschiedenen schematischen emmetropischen Augen verhalten sich also die Bildgrößen eines weit entfernten Gegenstandes umgekehrt wie die Brechkräfte der Systeme.

Bezeichnet man den Winkel, den der von P' durch F' gehende Strahl mit der optischen Achse bildet, als *Brennpunktswinkel* mit ω_f , so ist, da infolge der Kleinheit des Winkels statt der Tangente der Winkel selbst gesetzt werden kann,

$$\omega_f = -\frac{\beta}{f_1} = -\beta \cdot \hat{D} \quad \text{oder} \quad \beta = -\omega_f f_1,$$

d. h. man erhält in einem schematischen ruhenden Auge die Bildgröße eines weit entfernten Gegenstandes, indem man den auf den vorderen Brennpunkt bezogenen Gesichtswinkel mit der vorderen Brennweite des Auges multipliziert. Das Verhältnis der Netzhautbildgröße zum Brennpunktswinkel ist nur von der Brechkraft des optischen Systems abhängig.

Handelt es sich um ein *ametropisches* Auge, so kann in einem solchen, wenn man von der akkommodativen Selbstkorrektion des hyperopischen Auges absieht, von einem unendlich entfernten Gegenstand nur durch Vorsezen eines Brillenglases ein scharfes Netzhautbild entstehen. Um die Netzhautbildgröße in einem aus Brille und Auge zusammengesetzten System zu berechnen, geht man von dem Satz aus, daß sich in beliebigen optischen Systemen die Bildgrößen weit entfernter Gegenstände umgekehrt wie die Brechkraft der Systeme verhalten. Systeme mit gleicher Brechkraft geben gleich große Bilder. Da ein aus Brille und Auge zusammengesetztes System die gleiche Brechkraft hat wie das Auge allein ($D_{12} = D_{11}$), wenn sich der zweite Hauptpunkt des korrigierenden Brillenglases im vorderen Brennpunkt des Auges befindet ($d = f_1$), so sind in allen auf diese Weise korrigierten achsenametropischen Augen die Netzhautbilder ebenso groß wie in einem emmetropischen unbewaffneten Auge von gleicher Brechkraft. Die Stärke des Brillenglases und die Achsenlänge des auf diese Weise korrigierten Auges bleiben ohne Einfluß auf die Bildgröße. Es erhält also z. B. ein myopisches Auge von 20 Dioptrien ein ebenso großes Netzhautbild wie ein emmetropisches Auge, wenn sich das Korrektionsglas in der genannten Entfernung ($d = f_1$) befindet; für alle anderen Abstände des Brillenglases ($d \geq f_1$) gelten folgende, sich aus der Brechkraft des ganzen Systems (S. 118) unmittelbar ergebenden Sätze: Bei Konvexgläsern ist die Bildgröße kleiner als im emmetropischen Auge, wenn sich das Korrektionsglas innerhalb der vorderen Brennweite des Auges befindet, größer dagegen, wenn es außerhalb derselben sitzt. Bei Konkavgläsern ist umgekehrt das Bild größer, wenn das Brillenglas innerhalb der vorderen Brennweite, und kleiner, wenn es außerhalb desselben sich befindet.

Daß ein im vorderen Brennpunkt des Auges befindliches Brillenglas ohne Einfluß auf den durch den vorderen Brennpunkt des Auges gehenden und damit die Größe des Netzhautbildes bestimmenden Strahl bleibt, zeigt auch die Betrachtung der Abb. 74. Sieht man von der Dicke des Glases ab, so geht der von P' kommende Strahl durch den mit dem vorderen Brennpunkt des Auges zusammenfallenden optischen Mittelpunkt des Glases und gelangt daher, ohne seine Richtung zu ändern, bis H_1 . Bei Berücksichtigung der Dicke des Glases erfolgt durch die Knotenpunkteigenschaft der Hauptpunkte einer in Luft befindlichen Linse lediglich eine seitliche Verschiebung des genannten Strahles. Das Brillenglas bleibt somit bei dieser Art der Korrektur ohne Einfluß auf die Größe des Bildes; es ist, wie sich aus den früher Besprochenen ergibt, nur für den Ort der Bildentstehung maßgebend.

Ein achsenhyperopisches Auge, das ohne Glas durch sein Akkommodationsvermögen einen weit entfernten Gegenstand scharf sieht, erhält ein kleineres Netzhautbild als ein emmetropisches oder ein anderes hyperopisches Auge von gleichem Ametropiegrad, das durch ein im vorderen Brennpunkt befindliches Glas korrigiert ist. Denn durch die Akkommodation wird die Brechkraft des Auges erhöht und damit das Netzhautbild kleiner.

Befindet sich ein Gegenstand in endlicher Entfernung vor dem Auge, so lassen sich für das Zustandekommen eines scharfen Netzhautbildes drei Hauptmöglichkeiten unterscheiden. Eine solche Abbildung erfolgt: 1. in einem ruhenden myopischen Auge, dessen Fernpunkt in derselben Entfernung liegt wie das Sehobjekt; 2. in einem emmetropischen bzw. hyperopischen Auge durch Vorsetzen eines Konvexglases; 3. in einem emmetropischen bzw. hyperopischen Auge durch Akkommodation. Für die beiden zuerst genannten Möglichkeiten ergibt sich aus den bisher besprochenen, daß in einem achsenmyopischen Auge, welches vermöge seines Refraktionszustandes ohne Akkommodation auf einen in endlicher Entfernung gelegenen Gegenstand eingestellt ist, gleich große Netzhautbilder entstehen wie in einem emmetropischen bzw. achsenhyperopischen Auge, das ohne Akkommodation durch ein im vorderen Brennpunkt des Auges befindliches Brillenglas auf den Gegenstand eingestellt ist; denn in beiden Fällen ist die Brechkraft des abbildenden Systems gleich groß. (Auf die dritte angegebene Möglichkeit sei weiter unten verwiesen.)

Die Berechnung der Bildgröße erfolgt durch die Proportion

$$-\frac{\alpha}{\beta} = \frac{l_1}{l_1'},$$

wenn l_1 wie gewöhnlich den Abstand des Objektes vom vorderen Brennpunkt des Auges bedeutet. Es verhält sich die Objektgröße zur Bildgröße wie der Brennpunktswinkel des Objektes, auf den das bewaffnete bzw. unbewaffnete myopische akkommodationslose Auge eingestellt ist, zur vorderen Brennweite des Auges.

Einen von der Achsenlänge des Auges unabhängigen Ausdruck erhält man auch, wenn man in der Formel

$$\alpha A = \beta B$$

B durch $(A + D)$ ersetzt, so daß man schreiben kann

$$\beta = \frac{\alpha A}{A + D}.$$

Für den Brennpunktswinkel ergibt sich dann, da $\omega_f = -\beta D$,

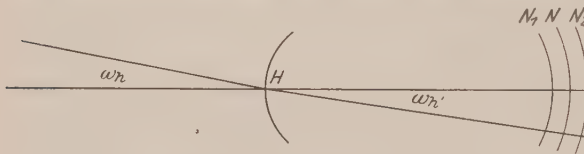
$$\omega_f = -\frac{\alpha A D}{A + D}.$$

Zusammenfassend lassen sich die mit Hilfe des Brennpunktswinkels gewonnenen Ergebnisse folgendermaßen formulieren: *In allen achsenametropischen*

Augen sind die Netzhautbilder gleich großer und gleich weit entfernter Gegenstände gleich groß, wenn das die Ametropie korrigierende Glas sich im vorderen Brennpunkt des Auges befindet. Bei unendlich entfernten Gegenständen ist dieses Netzhautbild ebenso groß wie in einem emmetropischen Auge. Befindet sich der Gegenstand in endlicher Entfernung vor dem Auge, so ist das Netzhautbild eines auf die genannte Weise korrigierten emmetropischen oder hyperopischen Auges ebenso groß wie das eines myopischen Auges von gleicher Brechkraft, welches ohne Akkommodation auf dieselbe Entfernung eingestellt ist.

Während die Vergleichung der Netzhautbildgrößen verschiedener achsenametropischer Augen am besten mit Hilfe des Brennpunktswinkels erfolgt, ist diese Methode für die Bestimmung der Netzhautbildgröße ein und desselben Auges bei verschiedenen Akkommodationszuständen nicht geeignet, da der vordere Brennpunkt durch die mit der Akkommodation einhergehende Änderung der Brechkraft des Auges seine Lage ändert.

Um einen von der Akkommodation unabhängigen Ausdruck für die Bildgröße zu erhalten, bezieht man den Gesichtswinkel im schematischen Auge auf den vorderen Hauptpunkt bzw. im reduzierten Auge auf den Scheitel der brechenden Fläche. Verbindet man P' mit H_1 , so erhält man den zusammen mit der optischen Achse eingeschlossenen Hauptpunktswinkel ω_h . In Abb. 75 ist ω_h der Hauptpunktswinkel und ω_{h_1} der zugehörige Brechungswinkel eines reduzierten Auges. Zwischen



den ω_h und ω_{h_1} besteht unter der Annahme kleiner Winkel nach dem Brechungsgesetz die Beziehung

Abb. 75. Beziehung zwischen Hauptpunktswinkel und Netzhautbildgröße.

$$\omega_{h_1} = \frac{\omega_h}{n_{11}}.$$

Da ω_{h_1} hinsichtlich des Systems somit nur von n_{11} , nicht aber von der Wölbung der brechenden Fläche abhängig ist, bleibt die mit der Akkommodation einhergehende Änderung der Brechkraft des Auges ohne Einfluß auf ω_{h_1} .

Der Zusammenhang zwischen Netzhautbildgröße und Hauptpunktswinkel ω_h ist folgender. Es ist $\beta = \omega_{h_1} b$ oder, da $\omega_{h_1} = \frac{\omega_h}{n_{11}}$ und $\frac{n_{11}}{b} = B$,

$$\beta = \omega_h \frac{b}{n_{11}} = \omega_h B.$$

Man erhält die Netzhautbildgröße, indem man den Hauptpunktswinkel mit der reduzierten Achsenlänge multipliziert.

Hierzu muß allerdings bemerkt werden, daß die Akkommodation eine Verschiebung des zweiten Hauptpunktes gegen die Netzhaut zur Folge hat und daß dadurch b nicht konstant bleibt. Der Betrag der Verschiebung ist jedoch so gering (im exakten Auge GULLSTRANDS beträgt er, wie aus der Tabelle S. 92 ersichtlich ist, bei einer Akkommodation von 10,6 Dioptrien 0,484 mm), daß er hier, ohne die zu erzielende Genauigkeit zu stören, vernachlässigt werden kann und man somit b , d. h. den Abstand zwischen Netzhaut und zweitem Hauptpunkte bzw. die Achsenlänge des reduzierten Auges, für alle Akkommodationszustände ein und desselben Auges als konstant annehmen kann.

In Abb. 75 sei N_2 die Netzhaut eines achsenmyopischen Auges, das durch seinen Refraktionszustand (oder auch durch teilweise Hilfe seiner Akkommodation) auf PP' eingestellt ist. Ferner sei N und N_1 die Netzhaut eines emmetropischen bzw. achsenhyperopischen Auges, die PP' vermöge ihrer Akkommodation deut-

lich sehen. Es verhalten sich dann, wie Abb. 75 veranschaulicht, die Bildgrößen wie die Achsenlängen der betreffenden reduzierten Augen.

Zu dem gleichen Ergebnis gelangt man auch auf Grund der Formel $\alpha A = \beta B$. Bezeichnet man mit β_1 die Netzhautbildgröße eines nicht akkommodierenden myopischen Auges und mit β die Bildgröße eines anderen akkommodierenden Auges, so ist

$$\beta_1 = \alpha \frac{A}{B_1} \quad \text{und} \quad \beta = \alpha \frac{A}{B}$$

oder

$$\frac{\beta_1}{\beta} = \frac{B}{B_1} = \frac{b_1}{b}.$$

Das Verhältnis der Netzhautbildgröße zum Hauptpunktswinkel ist nur von der Achsenlänge des Auges abhängig. Das Ergebnis der mit Hilfe der Hauptpunktswinkel gewonnenen Sätze ist zusammenfassend folgendes: *In Augen jeder Refraktion, die unbewaffnet auf gleiche endliche Abstände und gleich große Objekte eingestellt sind, verhalten sich die Netzhautbildgrößen wie die Achsenlängen der reduzierten Augen.*

Die Bestimmung der Netzhautbildgröße durch die Größe des *Knotenpunktswinkels* hat seit Einführung des Hauptpunktswinkels an Bedeutung verloren. Bei weit entfernten Gegenständen sind Knotenpunktswinkel und Brennpunktswinkel gleich groß, was sich auch ohne weiteres daraus ergibt, daß in diesem Fall dem absoluten Wert nach $g_{11} = f_1$ ist (S. 75). Man erhält also in diesem Fall die auch für den Brennpunktswinkel gültigen Formeln. Bei Einstellung auf nahegelegene Sehobjekte rücken die Knotenpunkte um denselben Betrag nach links, d. h. gegen die Hornhaut zu, um den die Hauptpunkte sich nach rechts gegen die Netzhaut verschieben.

Da die *Sehschärfe* eines Auges allgemein dem kleinsten Netzhautbild umgekehrt proportional ist, bei welchem zwei Objektpunkte eben noch deutlich getrennt wahrgenommen werden können, lassen sich die für die Netzhautbildgröße gültigen Sätze unmittelbar für die Bestimmung der Sehschärfe verwerten.

Die Prüfung der *absoluten Sehschärfe* dient zur Feststellung der Größe der Leistungsfähigkeit der Netzhaut. Es ist deshalb notwendig, daß die Abbildung vermittelnden Systeme (Auge bzw. Auge + Brille) bei der Untersuchung die gleiche Brechkraft haben. Denn dann werden von gleich großen und gleich weit entfernten Gegenständen auf der Netzhaut der betreffenden Augen gleich große Bilder entworfen, und die absolute Sehschärfe ist nur noch ein Maß für die Funktionstüchtigkeit der Netzhaut. Man geht dabei von derjenigen Sehschärfe aus, über die ein normalsichtiges emmetropisches Auge in Akkommodationsruhe bei Prüfung mit weit entfernten Sehobjekten verfügt. Da die Netzhautbilder achsenametropischer Augen unter sonst gleichen Bedingungen ebenso groß sind wie die eines emmetropischen Auges, wenn der zweite Hauptpunkt des die Ametropie korrigierenden Brillenglases sich im vorderen Brennpunkt des Auges befindet, erhält man mit dieser Korrektur unmittelbar auch die absolute Sehschärfe achsenametropischer Augen.

Die absolute Sehschärfe ist dem kleinsten Brennpunktswinkel, unter dem gerade noch zwei Punkte gesondert wahrgenommen werden können, umgekehrt proportional

$$S = \frac{1}{\omega_f}.$$

Dieser Winkel hat für das normalsichtige Auge den experimentell festgelegten Wert von einer Minute. Da die Bildgröße $\beta = \text{tg } \omega_f f_1$ ist, besteht

die volle absolute Sehschärfe $= 1$, wenn $\beta = 0,00029 \cdot 17,055 \text{ mm} = 0,00496 \text{ mm}$ ist. Da f_1 der Voraussetzung entsprechend immer denselben Wert hat, ist $S = \frac{1}{\beta}$, d. h. die absolute Sehschärfe nimmt ab mit der Größe des zur gesonderten Wahrnehmung zweier Punkte notwendigen Netzhautbildes, und zwar ist sie dieser umgekehrt proportional. Praktisch wird an Stelle der Netzhautbildgröße der kleinste Abstand festgestellt, den zwei Objektpunkte auf einer in 5 m entfernten Tafel haben müssen, um von dem untersuchten Auge getrennt gesehen werden zu können. Für das normale Auge beträgt dieser Abstand $5 \cdot 0,00029 \text{ m} = 1,45 \text{ mm}$.

Die Prüfung der absoluten Sehschärfe läßt sich auch bei einem geringeren Objektabstand ausführen, wenn das im vorderen Brennpunkt befindliche Glas eine genaue Einstellung des Auges ohne Akkommodation ermöglicht.

Wenn das Brillenglas sich nicht im vorderen Brennpunkt des Auges befindet, so daß $d \geq f_1$ ist, dann entstehen auf der Netzhaut achsenametropischer Augen Bilder, deren Größe von denen des emmetropischen Auges abweicht. Die bei der Untersuchung gewonnenen Werte geben deshalb nicht mehr unmittelbar die absolute Sehschärfe, sondern es muß der Glasabstand berücksichtigt werden. Nach GULLSTRAND bezeichnet man die auf diese Weise ($d \geq f_1$) ermittelte Sehschärfe als *relative Sehschärfe* S_r . (Es ist dieses die auf den vorderen Hauptpunktswinkel des Glases bezogenen Sehschärfe.) Zwischen S und S_r besteht die Beziehung

$$S = S_r (1 - d_f D_1),$$

worin d_f den Abstand zwischen zweiten Hauptpunkt des Brillenglases und vorderen Brennpunkt des Auges und D_1 die Brechkraft des Glases bedeutet. Wie die Formel zeigt, ist $S = S_r$, wenn $d_f = 0$ ist, d. h. wenn sich das Brillenglas im vorderen Brennpunkt des Auges befindet. Die relative Sehschärfe ist größer wie die absolute Sehschärfe, wenn d_f und D_1 gleiche Vorzeichen haben (Konvexglas außerhalb oder Konkavglas innerhalb der vorderen Brennweite des Auges), kleiner dagegen, wenn die Vorzeichen verschieden sind (Konvexglas innerhalb bzw. Konkavglas außerhalb der Brennweite). Bei der gewöhnlichen Brillenuntersuchung achsenametropischer Augen pflegt d_f so klein zu sein, daß dieser Betrag, ohne die Genauigkeit des Ergebnisses zu stören, vernachlässigt werden kann.

Bei Krümmungsametropie ohne Veränderung der reduzierten Achsenlänge ist unter der Voraussetzung, daß die Funktionsfähigkeit der Netzhaut die gleiche ist, die absolute Sehschärfe der Brechkraft des optischen Systems des Auges umgekehrt proportional. Systeme mit geringer Brechkraft haben gegenüber stärker brechenden Systemen den Vorteil einer größeren absoluten Sehschärfe. Um diesen Vorteil ganz auszunützen, muß sich das korrigierende Brillenglas im vorderen Brennpunkt des krümmungsametropischen Auges befinden. Praktisch läßt sich dieses nicht durchführen, wenn die Brennweite des Auges zu groß ist, und die Brille deshalb zu weit vor dem Auge sitzen müßte (siehe das schematische aphakische Auge).

Als *natürliche Sehschärfe* S_n bezeichnet GULLSTRAND¹ die in einem unbewaffneten Auge gemessene Sehschärfe, unabhängig von dessen Akkommodationszustand. Da dabei das Auge ohne Brille scharf auf das Sehobjekt eingestellt sein muß, darf bei der Prüfung eines myopischen Auges die Probetafel sich nicht außerhalb dessen Fernpunkt befinden. Bei einem hyperopischen Auge ist die Messung der natürlichen Sehschärfe nicht ausführbar, wenn das Auge aus Mangel an genügender Akkommodationsfähigkeit nicht einmal von einem weit entfernten

¹ HELMHOLTZ, H.: Handb. d. physiol. Optik, 3. Aufl., 1. Zusätze von A. GULLSTRAND S. 313. Hamburg u. Leipzig 1909.

Gegenstand ein scharfes Netzhautbild erhält. Um in ein und demselben unbewaffneten Auge einen von dem Akkommodationszustand unabhängigen Ausdruck zu erhalten, wird die natürliche Sehschärfe durch den Hauptpunktswinkel gemessen. Die natürliche Sehschärfe ist dem kleinsten Hauptpunktswinkel, unter dem gerade noch zwei Punkte getrennt wahrgenommen werden, umgekehrt proportional:

$$S_n = \frac{1}{\omega_h}.$$

Da die Größe der absoluten und der natürlichen Sehschärfe in ein und demselben Auge ein und demselben kleinsten Netzhautbild entspricht, ist

$$\beta = \frac{\omega_r}{D} = \frac{\omega_h}{B} \quad \text{oder} \quad \frac{\omega_h}{\omega_r} = \frac{B}{D}.$$

Zwischen der natürlichen und der absoluten Sehschärfe bestehen demnach folgende Beziehungen:

$$\frac{S}{S_n} = \frac{\omega_h}{\omega_r} = \frac{B}{D} = \frac{A + D}{D} = 1 + \frac{A}{D}.$$

Im emmetropischen Auge ist $B = D$ bzw. $A = 0$, d. h. die absolute und die relative Sehschärfe sind in diesem Fall gleich groß.

Die Gleichung besagt ferner, daß im ametropischen Auge die Werte für S und S_n verschieden sind, und zwar ist $S > S_n$, wenn $B > D$ ist, d. h. wenn eine Hyperopie vorliegt; bei Myopie ist dagegen $S < S_n$, da $B < D$ ist. In der Tat ist bei einem hyperopischen Auge durch die schon zum deutlichen Sehen in der Ferne erforderliche Akkommodation die Brechkraft seines optischen Systems gegenüber einem korrigierten hyperopischen Auge erhöht. Umgekehrt ist ein myopisches Auge bei der Prüfung an einem in seinen Fernpunkt befindlichen Sehobjekt im Vorteil gegenüber der Prüfung an weit entfernten Gegenständen mittels eines Konkavglases.

Zur Berechnung der natürlichen Sehschärfe aus der relativen Sehschärfe dient die Formel

$$S_n = S_r(1 - dD_1),$$

worin d den Abstand und D_1 die Brechkraft des korrigierenden Brillenglases bedeutet. d ist wie immer positiv. Wird d in cm gemessen und mit c bezeichnet, so daß also $d = \frac{c}{100}$ ist, dann besagt die Formel folgendes: Man erhält die natürliche Sehschärfe allgemein aus der relativen, wenn man für jede Dioptrie des benötigten Korrektionsglases von der relativen Sehschärfe $d\%$ abzieht, wenn eine Hyperopie vorliegt, dagegen $d\%$ für jede Dioptrie zu der relativen Sehschärfe hinzuzählt, wenn eine Myopie besteht.

Für den speziellen Fall, daß $d = f_1$ ist, wird nach dem früher Gesagten $S_r = S$. Im reduzierten Auge ist $d = 1,5$ cm, so daß man bei dieser Korrektion die natürliche Sehschärfe aus der absoluten erhält, wenn man 1,5% für jede Dioptrie des Korrektionsglases zuzählt bzw. abzieht, je nachdem eine Myopie oder Hyperopie vorliegt.

Für die Sehschärfe eines astigmatischen Auges ergibt sich aus dem Besprochenen, daß in den beiden Hauptmeridianen die absolute Sehschärfe verschieden groß, die natürliche Sehschärfe dagegen gleich groß ist.

Das schematische aphakische Auge.

Unter einem aphakischen Auge versteht man ein Auge, aus dem die Linse entfernt ist. Das optische System eines solchen Auges besteht nur noch aus Hornhaut, Kammerwasser und Glaskörper. Setzt man an Stelle der wirklichen

Hornhaut die äquivalente Hornhautfläche, so stellt das schematische aphakische Auge das einfachste optische System dar, das nur aus einer Kugelfläche mit dem Radius $r = 7,8$ mm besteht, welche auf der einen Seite von Luft, auf der anderen Seite von einem Medium mit dem Brechungsindex $n' = 1,336$ begrenzt wird; denn der Brechungsindex des Kammerwassers und des Glaskörpers sind gleich groß. Die Brechkraft eines solchen vereinfachten schematischen aphakischen Auges beträgt $D = 43,08$ Dioptrien; die vordere Brennweite ist $\varphi_1 = -23,214$ mm, die hintere Brennweite $\varphi_{11} = 31,014$ mm. Die Länge des Auges ist ebenso wie die des schematischen linsenhaltigen Auges $b = 24$ mm. Der zweite Brennpunkt des schematischen aphakischen Auges liegt somit 7,014 mm hinter der Netzhaut. Den Refraktionszustand A gibt die Formel $A = B - D$, wenn man für $B = \frac{1,336}{0,024}$ setzt; A ist daher gleich 12,58 Dioptrien. Ein aphakisches Auge ist also hochgradig hyperopisch; sein Fernpunkt liegt 0,0795 m hinter dem Scheitel der äquivalenten Hornhautfläche. Um ein aphakisches Auge mit einer Übersichtigkeit von 12,58 Dioptrien durch ein 15 mm vor dem Hornhautscheitel befindliches Glas zu korrigieren, ist nach dem früher Gesagten (S. 121) eine Konvexlinse von 10,58 Dioptrien erforderlich. Dieses entspricht vollkommen den Erfahrungen, die man bei der Brillenkorrektur vorher emmetropisch gewesener aphakischer Augen macht; eine Konvexlinse von 10–11 Dioptrien bildet den Ausgangspunkt für die subjektive Brillenbestimmung. Da ein aphakisches Auge durch den Verlust der Linse keine Akkommodationsfähigkeit mehr besitzt, braucht ein Staroperierter zum Lesen in der Nähe noch eine zweite Brille, deren Stärke je nach den an das Nahsehen gestellten Anforderungen 14–15 Dioptrien beträgt.

Ein auch in klinischer Hinsicht besonderer Fall ist dann gegeben, wenn die Linse aus einem Auge entfernt wird, dessen Achsenlänge bei normaler Brechkraft ($D = 59,74$) 31,014 mm beträgt. Denn ein solches hochgradig kurzsichtiges Auge wird nach Entfernung der Linse emmetropisch. Über den Grad der Kurzsichtigkeit, den ein linsenhaltiges Auge mit der Brechkraft $D = 59,74$ Dioptrien und der Achsenlänge von 31,014 mm besitzt, gibt wieder die Formel $A = B - D$ Auskunft. (Man muß nur beachten, daß b im Vollauge den Abstand der Netzhaut vom zweiten Hauptpunkt bedeutet; von der Achsenlänge 31,014 ist deshalb die Entfernung des zweiten Hauptpunktes vom Hornhautscheitel [1,631 mm] abzuziehen.) A ist demnach $-14,34$. Eine Myopie von 14,34 Dioptrien benötigt zur Korrektur bei einem Glasabstand von 15 mm ein Konkavglas von annähernd 18 Dioptrien.

Für die operative Entfernung der Linse bei hochgradiger Myopie ist zuerst FUKALA¹ (1889) eingetreten. Die Operation wird auch häufig ausgeführt und stellt im Falle des Gelingens einen idealen Erfolg dar. In neuerer Zeit sind viele Autoren wieder davon abgekommen, da der Eingriff an einem hochgradig myopischen Auge eine Reihe von Gefahren mit sich bringt. Die Operation sollte nicht ausgeführt werden, wenn die Myopie weniger als 15 Dioptrien beträgt oder wenn sich durch Konkavgläser eine Schärfe von mindestens 0,5 der Norm erzielen läßt (HESS).

Die Netzhautbildgröße eines aphakischen Auges läßt sich nicht ohne weiteres mit der Netzhautbildgröße des schematischen linsenhaltigen Auges vergleichen, da ohne Hilfe von Brillengläsern auf der Netzhaut des linsenlosen Auges keine scharfe Abbildung zustande kommt. Eine Ausnahme bildet nur der eben erwähnte Fall, in welchem ein aphakisches Auge nach Entfernen der Linse emmetro-

¹ FUKALA: Operative Behandlung der höchstgradigen Myopie durch Aphakie. Graefes Arch. 36, II, 230 (1890).

pisch geworden ist. Da sich die Netzhautbilder weit entfernter Gegenstände wie die Brennweiten der Systeme verhalten, so ist in einem solchen vor der Operation hochgradig kurzsichtig gewesen und durch die Operation emmetropisch gewordenen aphakischen Auge die Vergrößerung gegenüber einem schematischen Auge

$$V = \frac{f_1}{\varphi_1} = \frac{17,055}{23,214} = \frac{1}{1,36},$$

d. h. ein nach Extraktion der Linse emmetropisch gewordenes aphakisches Auge erhält von weit entfernten Gegenständen Netzhautbilder, die angenähert $\frac{1}{3}$ mal größer sind als die des linsenhaltigen schematischen Auges. Dementsprechend ist auch unter der Voraussetzung gleicher Funktionstüchtigkeit der Netzhaut die absolute Sehschärfe eines solchen Auges um 1,36 größer als die eines emmetropischen Auges. Dieser Vorteil könnte jedem aphakischen Auge erhalten bleiben, wenn das korrigierende Starglas so weit vom Scheitel der Hornhaut getragen werden könnte, daß der zweite Hauptpunkt des Konvexglases mit dem vorderen Brennpunkt des aphakischen Auges zusammenfiele. Denn in diesem Falle ist die Brechkraft des aus Brille und Auge zusammengesetzten Systems gleich der Brechkraft des aphakischen Auges allein. Praktisch ist dieser Abstand von ungefähr 23 mm zu groß. Dadurch, daß auch das Starglas ebenso wie jedes andere Brillenglas ungefähr 15 mm vor dem Hornhautscheitel sitzt, geht ein Teil der Vergrößerung verloren. Denn die Brechkraft des aus dem aphakischen Auge und einer Brille von 11,0 Dioptrien, zusammengesetzten Systems beträgt in diesem Fall 46,95 Dioptrien und da sich die Bildgrößen umgekehrt wie die Brechkräfte verhalten, besteht zwischen dem auf die gewohnte Weise korrigierten schematischen aphakischen Auge und dem gewöhnlichen schematischen Vollauge das Verhältnis 46,95:58,64 oder 1:1,24. Die Sehschärfe des aphakischen Auges ist mit der üblichen Korrektur um annähernd $\frac{1}{4}$ größer als diejenige eines normalen Auges.

III. Augenleuchten und Augenspiegel.

Für gewöhnlich erscheint die Pupille schwarz. Damit die Pupille rot aufleuchtet, müssen bestimmte optische Bedingungen erfüllt sein: Es muß ein Teil des Augenhintergrundes erleuchtet werden, und zugleich müssen von diesem erleuchteten Teil Strahlen in die Pupille des Auges des Beobachters gelangen. Der Weg, den die Strahlen von einer Lichtquelle bis zur Netzhaut des untersuchten Auges einschlagen, ist im allgemeinen nicht derselbe, auf dem die Strahlen das Auge wieder verlassen. Beide Wege decken sich nur dann, wenn das untersuchte Auge, sei es durch Akkommodation oder durch seinen Refraktionszustand, auf die Lichtquelle eingestellt ist. In diesem Fall entsteht ein scharfes Bild der Lichtquelle auf der Netzhaut, Bild und Lichtquelle setzen sich aus zueinander konjugierten Punkten zusammen; die vom erleuchteten Augenhintergrund kommenden Strahlen kehren deshalb auf demselben Weg zur Lichtquelle zurück, auf dem sie in das Auge gelangt sind. Ist das Auge dagegen auf eine größere oder kleinere Entfernung eingestellt, als der Abstand der Lichtquelle vom Auge beträgt, dann vereinigen sich die einfallenden Strahlen nicht in der Netzhaut, sondern entweder hinter oder vor derselben. Es entstehen dadurch auf der Netzhaut Zerstreuungskreise, deren Größe unter gleichen äußeren Bedingungen nur vom Refraktionszustand des untersuchten Auges und von der Pupillenweite abhängig ist. Ebenso wird auch die Größe und die Form des aus dem Auge austretenden Strahlenkegels von den genannten Faktoren bestimmt.

In Abb. 76 sei P eine punktförmige Lichtquelle, die zur Beleuchtung des Augenhintergrundes dienen soll. Die von P ausgehenden divergent auf die Hornhaut auftreffenden Strahlen (wegen der Übersichtlichkeit nicht eingezeichnet) werden in einem emmetropischen, in Akkommodationsruhe befindlichen Auge erst hinter der Netzhaut vereinigt. Auf der Netzhaut selbst entsteht dadurch ein Zerstreuungskreis mit dem Durchschnitt NN_1 . Von allen Punkten des erleuchteten Netzhautbezirkes treten wieder Strahlen durch die Pupille nach außen. Da die Netzhaut in einem emmetropischen Auge in der zweiten Hauptbrennebene liegt, verlaufen alle von einem Punkt der Netzhaut ausgehenden Strahlen nach der Brechung im Außenraum zueinander parallel. Die Richtung der einzelnen, zu einem Netzhautpunkt gehörenden Strahlenbündel erhält man durch Konstruktion der Richtungslinie bzw. desjenigen Strahles, der von dem in Frage kommenden Netzhautpunkt durch den Krümmungsmittelpunkt C (Knotenpunkt) des reduzierten Auges geht und deshalb das Auge, ohne seine Richtung zu verändern, verläßt. Die austretenden Strahlenbündel bilden in ihrer Gesamtheit einen Kegel, dessen Begrenzung auf einem Durchschnitte die beiden den Pupillenrand berührenden Strahlen NP_1 und N_1P_{11} nach ihrer

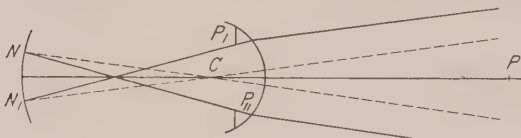


Abb. 76. Strahlengang beim Aufleuchten der Pupille in einem emmetropischen Auge.

Brechung im Außenraum bilden. Befindet sich die Pupille des Beobachters innerhalb dieses Lichtkegels, ohne dabei den Verlauf der von der Lichtquelle in das Auge des Untersuchten eindringenden Strahlen zu stören, so sieht er die Pupille rot aufleuchten.

Bei einem übersichtigen Auge, in welchem die Netzhaut innerhalb der zweiten Brennweite liegt, sind die Bedingungen für das Aufleuchten der Pupille günstiger; erstens ist bei gleicher Versuchsanordnung der Zerstreuungskreis größer als im emmetropischen Auge, zweitens verlassen die aus dem Auge kommenden Strahlen dasselbe divergent, so daß der Lichtkegel weiter geöffnet ist.

In einem kurzsichtigen Auge liegt die Netzhaut hinter der zweiten Brennebene. Die Größe des Zerstreuungskreises kann je nach dem Grad der Myopie kleiner, ebenso groß oder größer wie im emmetropischen Auge sein. Der Lichtkegel ist innerhalb des Fernpunkt Abstandes weniger weit geöffnet wie im emmetropischen Auge. Jenseits des Fernpunktes ist die Divergenz der den Kegel begrenzenden Strahlen um so größer, je näher der Fernpunkt vor dem Auge liegt. Deshalb sind bei hoher Myopie die Bedingungen für das Aufleuchten am günstigsten.

HELMHOLTZ¹ benutzte bei seinen ersten Versuchen, die zur Erfindung des Augenspiegels führten (1851), eine unbelegte Glasplatte, die er unter einem Winkel von 45° zwischen sich und das Auge des Untersuchten brachte. Mittels dieser schräggestellten Glasplatte konnten sowohl die Strahlen einer in geeigneter Weise seitlich angebrachten Lichtquelle in das Auge des Untersuchers reflektiert als auch das Aufleuchten der Pupille durch die durchsichtige Platte hindurch beobachtet werden.

Für klinische Untersuchungen benutzt man heute zur Belichtung des Augenhintergrundes einen durchlochten Plan- oder Konkavspiegel. Man stellt die Lichtquelle neben und etwas hinter den Kopf des Untersuchten und läßt das

¹ HELMHOLTZ, H.: Beschreibung eines Augenspiegels zur Untersuchung der Netzhaut im lebenden Auge. Berlin 1851.

vom Spiegel reflektierte Licht in die Pupille des Untersuchten einfallen; der Beobachter sieht dabei durch das in der Mitte des Spiegels angebrachte Loch die Pupille aufleuchten.

Mittels dieser Methode der Durchleuchtung lassen sich Trübungen der brechenden Medien des Auges feststellen, insbesondere solche, die im Glaskörper gelegen sind und daher bei äußerer Betrachtung nicht erkennbar sind. Die Trübungen erscheinen als schwarze Flecken auf rotem Grund, da das vom Hintergrund reflektierte rote Licht an diesen Stellen nicht aus dem Auge treten kann. Des weiteren wird die Durchleuchtung zur objektiven Bestimmung des Refraktionszustandes des untersuchten Auges verwendet (Skiaskopie s. Refraktionsanomalien S. 124).

Um *Einzelheiten* des Augenhintergrundes zu erkennen, muß auf der Netzhaut des Beobachters ein scharfes Bild des Augenhintergrundes des Untersuchten zustande kommen. Dieses läßt sich durch zwei verschiedene Methoden erreichen, durch die Untersuchung im aufrechten und im umgekehrten Bild.

Bei der Besprechung der *Ophthalmoskopie im aufrechten Bild* nehmen wir unter Benützung des reduzierten Auges der Einfachheit halber zunächst an, daß das Auge des Beobachters und des Untersuchten emmetropisch sind und daß beide ihre Akkommodation entspannen. In diesem Falle ist der Strahlengang für einen in der optischen Achse gelegenen Netzhautpunkt der denkbar einfachste: Die parallel zur

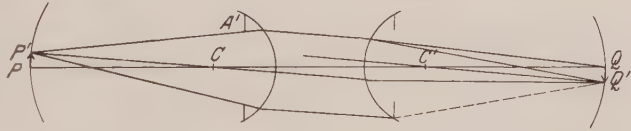


Abb. 77. Ophthalmoskopie im aufrechten Bild.

Achse aus dem Auge des Untersuchten austretenden Strahlen werden in dem Auge des Beobachters in einem ebenfalls in der Achse gelegenen Netzhautpunkt zu einem Bildpunkte vereinigt. P und Q sind konjugierte Punkte. Um den Bildpunkt Q' zu einem neben der Achse gelegenen Netzhautpunkt P' zu finden, zieht man (Abb. 77) von P' aus den durch den Krümmungsmittelpunkt C' gehenden Strahl $P'C'$; dieser tritt ungebrochen aus dem Auge heraus. Alle Strahlen, die von P' ausgehen, verlaufen nach der Brechung zu $P'C$ parallel, da P' ein Punkt der Brennebene ist. Damit Strahlen dieses Bündels in die Pupille des Beobachters gelangen können, muß dieser sein Auge so nahe an den Untersuchten heranbringen, daß zum mindesten der Strahl $P'A'$ nach der Brechung in seine Pupille eintreten kann. Den Bildpunkt Q' findet man, indem man in dem Auge des Beobachters den zu $P'C$ parallelen und durch den Mittelpunkt C' gehenden Strahl $C'Q'$ zeichnet. Dieser gehört demselben Bündel an wie die von P' kommenden Strahlen; der Punkt Q' , in welchem dieser Strahl die Netzhaut trifft, ist der Bildpunkt zu P' .

Die Betrachtung von Abb. 77 zeigt ohne weiteres aus der Kongruenz der Dreiecke $PP'C$ und $QQ'C'$, daß das auf der Netzhaut des Beobachters entstehende umgekehrte reelle Bild ebenso groß ist wie das Objekt, d. h. $QQ' = PP'$. Von der 1,5 mm großen Papille des untersuchten Auges entsteht z. B. auf der Netzhaut des Beobachters ein ebenfalls 1,5 mm großes umgekehrtes reelles Bild. Da einem umgekehrten Bild auf der Netzhaut immer ein aufrechter Gegenstand im Außenraum entspricht, wird der Augenhintergrund aufrecht gesehen.

Der Untersucher betrachtet den Augenhintergrund gleichsam durch eine Lupe, die aus dem dioptrischen Apparat des untersuchten Auges besteht. Eine Lupe entwirft aufrechte vergrößerte virtuelle Bilder. Die hier in Betracht kommende Formel für die Vergrößerung von Lupen mit kleiner Brennweite lautet

in der geometrischen Optik $V = \frac{25}{f}$, wo die Zahl 25 die in cm angegebene sog. deutliche Sehweite (S. 98) oder Projektionsweite bedeutet und mit f die reduzierte Brennweite der Lupe bezeichnet wird. Die reduzierte Brennweite ist im reduzierten Auge von DONDEES 15 mm. Setzt man diesen Wert in obige Gleichung ein, so ergibt sich für die Spiegelung im aufrechten Bild eine annähernd 16,6fache Vergrößerung.

Zu demselben Resultat für die Vergrößerung gelangt man auch, wenn man das Lupenbild des Hintergrundes (wie jeden durch eine Lupe gesehenen Gegenstand) in konventioneller Weise mit der Größe eines in 25 cm vor dem unbewaffneten Auge befindlichen Gegenstandes vergleicht, der ein ebenso großes Bild auf der Netzhaut des Beobachters entwirft wie jenes. Auf der Netzhaut des Beobachters entsteht beim Ophthalmoskopieren, wie wir sahen, z. B. von einem 1 mm großen Gegenstand wieder ein 1 mm großes Lupenbild. Zu einem 1 mm großen Netzhautbild gehört aber nach Gleichung (10) in einer Entfernung von 25 cm ein 16,6 mm großer Gegenstand.

Das auf einmal zu überblickende Gesichtsfeld ist von der Entfernung zwischen dem untersuchten und dem beobachtenden Auge und von der Pupillenweite beider Augen abhängig. P' wird mit allmählichem Abrücken der beiden Augen so lange noch vom Beobachter gesehen, als zum mindesten noch der Strahl PA' durch seine Pupille gelangt; P' bildet dann den äußersten Punkt, der auf dieser Seite des Gesichtsfeldes noch gesehen werden kann. Entfernt sich das Auge des Beobachters noch mehr, dann kann von P' aus kein Strahl mehr durch dessen Pupille gelangen, sondern die Gesichtsfeldgrenze wird durch einem Punkt gebildet, der näher an P liegt. Das Gesichtsfeld nimmt also mit zunehmender Entfernung der beiden Augen ab. Desgleichen ist aus Abb. 77 ersichtlich, daß bei dem hier gewählten Abstand kein Strahl mehr von P' in die Pupille des Beobachters gelangen kann, wenn man sich beide Pupillen maximal verengt denkt. Das Gesichtsfeld nimmt also mit der Weite der Pupille des beobachtenden und untersuchten Auges zu. Da das Loch des beim Ophthalmoskopieren benutzten Hohlspiegels kleiner (2 mm) als die Pupille des Beobachters zu sein pflegt, tritt dieses an Stelle der Beobachterpupille. In der Praxis wird die Untersuchung in einem Abstand von ungefähr 3–4 cm ausgeführt.

Ist das Auge des Untersuchten ametropisch, so verlassen die von der Netzhaut kommenden Strahlen das Auge nicht parallel, sondern, je nachdem die Netzhaut vor oder hinter der Brennebene liegt, divergent oder konvergent. Um diese auf der Netzhaut des emmetropischen Beobachters in einem Punkt zu vereinigen, müssen die austretenden Strahlen durch Vorschalten von Konvex- bzw. Konkavgläsern zuerst parallel gemacht werden. In den meisten Augenspiegeln sind zu diesem Zweck in einer drehbaren Scheibe kleine Linsen eingefügt, die bequem hinter die Öffnung des Spiegels gebracht werden können. Ist der Beobachter ametropisch, so schaltet er das seinen Refraktionszustand korrigierende Glas hinter die Spiegelöffnung und berücksichtigt noch eine etwa hinzukommende Ametropie des Untersuchten. Die beiden Ametropiegrade addieren sich, so daß z. B. bei einer Myopie von 5 Dioptrien des Patienten ein Beobachter, dessen Auge 2 Dioptrien hyperopisch ist, eine Konkavlinse von 3 Dioptrien vorschalten muß.

Aus dem Gesagten folgt des weiteren, daß mittels der Methode des Spiegels im aufrechten Bildes eine Möglichkeit gegeben ist, die Refraktion objektiv zu bestimmen. Der emmetropische bzw. voll auskorrigierte Beobachter setzt unter Entspannen seiner Akkommodation so lange verschiedene Gläser vor die Spiegelöffnung, bis er den Augenhintergrund des ametropischen Auges scharf sehen kann. Die Brechkraft des hierzu notwendigen stärksten Konvex- bzw. schwächsten

Konkavglases, gibt aber noch nicht den Ametropiegrad selbst an, sondern nur den Korrektionswert des vorgeschalteten Glases. Aus der Brechkraft dieser Linse und unter Berücksichtigung des Abstandes zwischen dieser und dem Auge des Untersuchten muß der Ametropiegrad in der früher angegebenen Weise berechnet werden. Befindet sich die vorgeschaltete Linse ungefähr im vorderen Brennpunkt des beobachteten Auges, so gibt diese unmittelbar die Stärke des zur Vollkorrektion notwendigen Brillenglases an (s. S. 124).

Über die Größe des aufrechten ophthalmoskopischen Bildes in ametropischen Augen ist folgendes zu sagen. Aus der für die hier in Frage kommenden Vergrößerungen angegebenen Formel $V = \frac{25}{f}$ folgt, daß die vergrößernde Wirkung

einer Lupe der Brennweite umgekehrt proportional ist. Systeme mit gleicher Brechkraft geben gleich große Bilder. Die Brechkraft eines achsenametropischen Auges ist ebenso groß wie die eines emmetropischen Auges, wenn das die Ametropie korrigierende Glas sich im vorderen Brennpunkt des Auges befindet. Wenn also die Ophthalmoskopie in einem solchen Abstand von dem Patientenauge ausgeführt wird, daß die hinter der Spiegelöffnung eingeschaltete, die Ametropie korrigierende Linse sich im vorderen Brennpunkt des untersuchten Auges befindet, dann ist das ophthalmoskopische Bild ebenso groß wie das eines emmetropischen Auges. Da jedoch der vordere Brennpunkt ungefähr 15 mm vor dem Hornhautscheitel liegt,

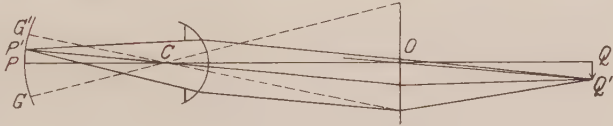


Abb. 78. Ophthalmoskopie im umgekehrten Bild.

wird dieser Abstand in der Regel nicht eingehalten, sondern die Untersuchung aus einer etwas größeren Entfernung vorgenommen. Aus dem früher Gesagten folgt dann, daß bei Vorschalten einer Konvexlinse die Brechkraft des aus Auge und der korrigierenden Linse bestehenden Systems kleiner ist als die des Auges allein; man erhält deshalb beim Spiegeln eines achsenhyperopischen Auges ein kleineres Netzhautbild als bei einem emmetropischen Auge. Umgekehrt ist das ophthalmoskopische Bild bei einem achsenmyopischen Auge größer, da sich die korrigierende Konkavlinse für gewöhnlich außerhalb der vorderen Brennweite des untersuchten Auges befindet und dadurch die Brechkraft des als Lupe benutzten Systems größer ist als die des emmetropischen Auges.

Bei reiner Krümmungsametropie ist für die hier in Frage kommenden Verhältnisse die Vergrößerung stets kleiner wie im emmetropischen Auge, wenn eine Hyperopie vorliegt, dagegen größer, wenn es sich um ein myopisches Auge handelt.

Ophthalmoskopie im umgekehrten Bild. Die zweite Methode, ein scharfes Bild des Augenhintergrundes zu erhalten, besteht darin, daß man die aus dem beobachteten Auge austretenden Strahlen durch Vorschalten einer Konvexlinse zu einem Bild vereinigt und dieses reelle umgekehrte Bild aus einer Entfernung von ca. 30 cm betrachtet. Der Refraktionszustand des untersuchten Auges ist dabei nur von geringem Einfluß auf die Lage und Größe des Bildes (siehe unten).

Die aus dem emmetropischen Auge parallel austretenden Strahlen werden durch eine Konvexlinse von 13 Dioptrien in deren Brennebene zu einem reellen, umgekehrten Bild vereinigt (Abb. 78). Der zu dem in der optischen Achse liegenden Netzhautpunkt P zugehörige Bildpunkt Q fällt mit dem zweiten Brennpunkt der Konvexlinse zusammen. Um die Größe des Bildes zu berechnen, das

die Konvexlinse vom Augenhintergrund entwirft, muß wieder wie vorhin der Bildpunkt zu einem neben der Achse gelegenen Netzhauptpunkt P' aufgesucht werden. Die Richtung, die das zu P' gehörende Strahlenbündel nach Verlassen des Auges einschlägt, wird durch den Strahl bestimmt, der von P' aus durch den Krümmungsmittelpunkt C geht und seine Richtung deshalb nicht ändert. Da das Bündel parallel auf die Konvexlinse auftrifft, werden die Strahlen in einem in der zweiten Brennebene der vorgeschalteten Linse gelegenen Punkt vereinigt. Die Lage dieses Punktes wird gefunden, indem man zu $P'C$ eine parallele Linie durch den optischen Mittelpunkt O der Linse zieht und diese bis zur zweiten Brennebene derselben verlängert. Der Schnittpunkt Q' ist der zu P' konjugierte Bildpunkt. Die Größe des Bildes ergibt sich aus der Konstruktion. Es ist

$$\frac{QQ'}{PP'} = \frac{OQ}{PC} = \frac{q}{f_1},$$

d. h. es verhält sich die Bildgröße zur Objektgröße wie die Brennweite der Konvexlinse zur reduzierten Brennweite des Auges. Bei Benutzung einer Konvexlinse von 13 Dioptrien, wie es in der Praxis allgemein üblich ist, beträgt die Vergrößerung

$$V = \frac{7,69}{1,5} = 5,1.$$

Die Vergrößerung ist unabhängig von dem Abstand der Konvexlinse vom untersuchten Auge, wenn dieses emmetropisch ist; das Bild liegt in diesem Fall immer in der Brennebene der Linse, und seine Größe ist der Brechkraft der Linse umgekehrt proportional. Ist das untersuchte Auge übersichtig, so treten die Strahlen divergent aus und werden deshalb erst hinter der Brennebene der Linse zu einem Bild vereinigt; dieses ist stets größer als das des emmetropischen Auges, und zwar wächst die Größe des Bildes mit dem Grad der Hyperopie und nimmt ab mit dem Abstand der Konvexlinse. Bei einem myopischen Auge liegen die Verhältnisse umgekehrt, da die konvergent auf die Konvexlinse auffallenden Strahlen schon vor der Brennebene der Linse zu einem Bild vereinigt werden; hier wird das Bild mit zunehmender Myopie kleiner und mit wachsendem Abstand der Konvexlinse größer. Bei sehr hoher Myopie entsteht infolge der starken Konvergenz des austretenden Strahlenbündels schon ohne vorgeschaltete Konvexlinse ein genügend nahe vor dem untersuchten Auge gelegenes und deshalb für die Beobachtung geeignetes reelles Bild.

Der Beobachter betrachtet das zwischen ihm und der Linse in der Luft entworfene reelle Bild aus einer Entfernung von ca. 30 cm. Er braucht eine etwa bei ihm vorhandene Refraktionsanomalie nur dann zu korrigieren, wenn er nicht imstande ist, in einer geringeren Entfernung als 30 cm deutlich zu sehen. Will der Untersucher das Bild aus größerer Nähe betrachten, als es seine Akkommodation zuläßt, so muß er vor seinem Auge Konvexgläser vorschalten; je stärker das vorgesetzte Brillenglas ist, desto mehr kann er sich dem reellen Bild nähern.

Für die Größe des Gesichtsfeldes ist zunächst die Entfernung maßgebend, in welcher die Linse vor dem Auge des Untersuchten gehalten wird. Hält man die Linse so nahe vor diesem, daß sich seine Pupille innerhalb der Brennweite der Hilfslinse befindet, so entwirft letztere außer dem reellen Bild des Hintergrundes noch ein virtuelles, aufrechtes und vergrößertes Bild der Pupille. Dieses Lupenbild nimmt mit zunehmender Entfernung der Konvexlinse rasch an Größe zu und verschwindet schließlich am Rande der vorgehaltenen Linse, wenn die Pupille in die Nähe des Brennpunktes der Linse zu liegen kommt. So-

lange das Lupenbild der Pupille sichtbar ist, wird das reelle Bild des Augenhintergrundes von diesem umrahmt und ist daher von der Größe der wirklichen Pupille abhängig. Sobald aber mit zunehmender Entfernung der Linse das Bild der Pupille verschwindet, wird das Gesichtsfeld vom Rande der vorgeschalteten Linse begrenzt und ist nur noch vom Durchmesser dieser abhängig. Bei Benützung einer Konvexlinse von 13 Dioptrien wird dieses bei der für gewöhnlich eingehaltenen Entfernung von ungefähr 7 cm vor dem untersuchten Auge erreicht.

Die Größe des auf einmal zu übersehenden Netzhautbezirkes läßt sich dann für unsere Betrachtungen mit genügender Genauigkeit berechnen, wenn man, wie es in Abb. 78 gezeichnet ist, von den beiden Rändern der Konvexlinse die durch C gehenden Richtungslinien nach G und G' zieht und die Entfernung CO gleich der Brennweite der Konvexlinse setzt. Das Gesichtsfeld umfaßt dann alle zwischen G und G' gelegenen Netzhautpunkte. Bezeichnet man mit g_{11} den reduzierten Abstand der Netzhaut von C , mit φ die Brennweite und mit D den Durchmesser der vorgeschalteten Linse, so läßt sich, unter Berücksichtigung, daß g_{11} dem absoluten Wert nach gleich f_1 ist, der Durchmesser des auf einmal zu überblickenden Netzhautbezirkes GG' nach der Formel berechnen:

$$GG' = \frac{f_1 D}{\varphi}.$$

Unter Benützung einer Linse von 13 Dioptrien ($\varphi = 7,69$ cm) und einem Durchmesser derselben von 4 cm ist der Durchmesser des auf einmal zu überblickenden Netzhautbezirkes annähernd 7,8 mm.

Die Betrachtung der Formel zeigt, daß mit zunehmender Brechkraft der vorgeschalteten Konvexlinse die Größe des Gesichtsfeldes zunimmt; ebenso wächst der Durchmesser des Gesichtsfeldes mit dem Durchmesser der Konvexlinse. Da, wie oben erwähnt wurde, das zu einem kurzsichtigen Auge gehörende Netzhautbild kleiner ist als dasjenige, das von einem emmetropischen Auge entsteht, muß bei gleichbleibendem Durchmesser der Hilfslinse das Gesichtsfeld eines myopischen Auges größer sein. Das Umgekehrte gilt für das hyperopische Auge; hier ist das Bild des Hintergrundes größer und dementsprechend das auf einmal zu überblickende Gesichtsfeld kleiner als dasjenige des emmetropischen Auges.

Einen großen Fortschritt bedeutete die Erfindung der *reflexlosen Ophthalmoskopie*¹ und deren Verwertung. Bei den bisher besprochenen üblichen Methoden stören die Reflexbilder, welche die Hornhaut und in geringerem Maße die Linsenflächen des Patienten Auges von der Lichtquelle entwerfen; untersucht man im umgekehrten Bild, so kommen noch die Reflexbilder seitens der Ophthalmoskopierlinse hinzu. Die Untersuchung ist dadurch häufig so erschwert, daß es auch dem Geübten kaum gelingt, bei enger Pupille die Fovea zu spiegeln. Das Prinzip der reflexlosen Ophthalmoskopie beruht darauf, daß ein Teil der Hornhaut und der Linse des Patienten Auges nur für die Beleuchtung benutzt wird, während ein anderer Teil desselben Systems wiederum nur der Beobachtung des Hintergrundbildes dient. In gleicher Weise wird die Ophthalmoskopierlinse geteilt, oder man benutzt zwei Linsen, von denen die eine die Beleuchtung, die andere die Beobachtung vermittelt. Praktisch wird die Einteilung in der Weise vorgenommen, daß man durch geeignete Linsen das Spaltbild einer Lichtquelle

¹ THORNER, W.: Ein neuer stabiler Augenspiegel mit reflexlosem Bilde. Z. Augenheilk. 2, 90 (1899). — WOLFF, H.: Neuer elektrischer Augenspiegel. Münch. med. Wschr. 1900, 270. — GULLSTRAND, A.: Demonstration der definitiven Instrumente der reflexlosen Ophthalmoskopie. Sitzgsber. d. schwed. augenärztl. Vereinigung. Stockholm 1911.

auf einen peripheren Teil der Pupille abbildet und den Augenhintergrund durch den mittleren Teil der Pupille mit Hilfe eines vorgeschalteten optischen Systems im umgekehrten Bild betrachtet. Die auf diesem Prinzip konstruierten stabilen Apparate ermöglichen es nach richtiger Einstellung auch dem Laien, den Augenhintergrund deutlich zu sehen.

Eine weitere Neuerung, die nach Beseitigung der störenden Reflexe möglich wurde, bildet die *stereoskopische Betrachtung* des Hintergrundes, indem man das durch das optische System eines stabilen Ophthalmoskops entworfene umgekehrte Bild durch eine binokulare Fernrohrlupe betrachtet. Auf diese Weise gelingt es, eine Reihe von kleinen Niveaudifferenzen deutlich zu erkennen, die bei monokularer Betrachtung fraglich erscheinen. Daher kommt auch dieser Methode in klinisch-diagnostischer Hinsicht, z. B. für das frühzeitige Erkennen einer Stauungspapille eine große Bedeutung zu¹.

VOGT² hat durch Herstellung eines gelbblauen Lichtfilters eine neue Beleuchtungsart des Augenhintergrundes geschaffen. Mittels dieser Spiegelung im *rotfreien Licht* gelingt es z. B. die Gelbfärbung der Macula sichtbar zu machen und den genauen Nervenfaserverlauf der Netzhaut festzustellen.

¹ WESSELY, K.: Die praktische Bedeutung der Stereoskopie des Augenhintergrundes. Jkurse ärztl. Fortbildg H. 11. München 1926.

² VOGT, A.: Herstellung eines gelbblauen Lichtfilters, in welchem die Macula centralis in vivo in gelber Färbung erscheint usw. Arch. Ophthalm. 84 (1913).

Die Akkommodation beim Menschen.

Von

C. v. HESS †

München.

(Abgeschlossen und ergänzt durch G. GROETHUYSEN-München.)¹

Mit 2 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

DONDERS, F. C.: Die Anomalien der Refraction und Accommodation des Auges. Wien 1888. — HELMHOLTZ, H. v.: Handbuch der physiologischen Optik. Leipzig 1867. — HELMHOLTZ, H. v.: Dasselbe, 3. Aufl., Bd. I. Zusätze von GULLSTRAND. Hamburg und Leipzig 1909. — HESS, C. v.: Die Refraktion und Akkommodation des menschlichen Auges und ihre Anomalien. GRAEFE-SÆMISCH, Handb. d. ges. Augenheilk., 3. Aufl., Kap. XII. Leipzig 1910. — HESS, C. v.: Vergleichende Physiologie des Gesichtsinnes. Jena 1912.

Durch die Beobachtungen von LANGENBECK² und CRAMER³, sowie durch die messenden Untersuchungen von HELMHOLTZ⁴ wurde der objektive Nachweis erbracht, daß die akkommodativen Veränderungen im Auge wesentlich oder ausschließlich an *Veränderungen der Linsenform* geknüpft sind.

Stellt sich ein normales, jugendliches Auge auf einen in mäßigem Abstand, aber noch jenseits seines Nahepunktes befindlichen Punkt ein, den es also ohne große Anstrengung deutlich sehen kann, so lassen sich gegenüber der Ruhestellung folgende Veränderungen wahrnehmen:

1. Die Pupille wird enger.
2. Der vordere Linsenscheitel rückt merklich nach vorn, so daß die vordere Kammer in ihren mittleren Teilen abgeflacht wird.
3. Die peripheren Teile der vorderen Kammer werden nicht merklich seichter; in vielen Augen kann man sogar eine geringe Vertiefung derselben durch Zurückweichen der peripheren Iristeile beobachten.
4. Die Krümmung des im Pupillargebiete sichtbaren Teiles der vorderen Linsenfläche nimmt beträchtlich zu. Ob die Krümmung der hinteren Linsenfläche zunimmt, ist nicht ganz sicher.

Der Untersuchte, von dem wir bisher angenommen hatten, daß er nur eine mäßig große Akkommodationsanstrengung mache, soll jetzt willkürlich

¹ HESS hatte seine Beiträge noch kurz vor seinem Tode fast fertiggestellt. Herr GROETHUYSEN hat diesen und die beiden folgenden Artikel auf unsere Bitte durch Anmerkungen und einige Einführungen ergänzt, den Haupttext aber im wesentlichen unverändert gelassen. Wir möchten ihm auch an dieser Stelle für seine freundliche Hilfe danken. Die Herausgeber.

² LANGENBECK: Klinische Beiträge aus dem Gebiete der Chirurgie und Ophthalmologie. Göttingen 1849.

³ CRAMER: Het accommodatievermogen der oog, physiologisch toegelichte. Haarlem 1853.

⁴ HELMHOLTZ: Über eine bisher unbekannte Veränderung am menschlichen Auge bei veränderter Accommodation. Monatsber. d. Akad. zu Berlin, 3. Febr. 1853, S. 137.

möglichst stark akkommodieren; viele Menschen können dies ohne besondere Hilfsmittel, andere nur, indem sie sich einen Gegenstand dicht vor das Auge halten oder einen solchen vorstellen, den sie zu fixieren suchen. Man sieht dann am Auge die folgenden Veränderungen eintreten:

5. Die Linse sinkt um ca. 0,25–0,3 mm, ihrer Schwere folgend, nach unten; je nach der Haltung des Kopfes sinkt sie also gegen den temporal oder nasal, gegen den frontal oder infraorbital gelegenen Teil des Ciliarkörpers.

6. Bei kleinen zuckenden Bewegungen des Auges schlottert die Linse hin und her. Ist das Auge aber unbewegt, so sieht man auch bei maximaler Akkommodationsanstrengung kein Linsenschlottern. Die Deutlichkeit und Stärke, mit der das Linsenschlottern auftritt, ist für verschiedene Personen sehr verschieden. In manchen Fällen ist es so stark, daß es sich auch auf die davor liegende Iris überträgt.

Zu diesen objektiv festzustellenden Veränderungen bei der Akkommodation kommen noch die folgenden, subjektiv wahrnehmbaren:

7. Bei entoptischer Beobachtung des „Linsenspektrums“ sieht man, wenn die akkommodative Anstrengung eine gewisse Höhe erreicht hat, plötzlich eine scheinbare Verschiebung der entoptischen Linsenfigur (bzw. einzelner besonders deutlich in ihr hervortretender Punkte, die kleinen Trübungen der Linse entsprechen) nach oben; bei Entspannung der Akkommodation erfolgt eine rasche Verschiebung der Figur bzw. der Punkte nach unten. Während und unmittelbar nach kleinen zuckenden Bewegungen des Auges beobachtet man ein starkes Zittern der entoptisch gesehenen Linsenfigur.

Unter den für das Verständnis der Akkommodationsvorganges wichtigen Beobachtungen am menschlichen Auge ist noch der Versuch von VOELCKERS und HENSEN¹ zu erwähnen, welche feine Nadeln in den Äquator eines eben enucleierten Auges einstachen und ebenso wie früher an Tieraugen bei elektrischer Reizung der Ciliarkörpergegend an diesen Nadeln Bewegungen wahrnahmen, die eine Verschiebung der Chorioidea nach vorn hin anzeigten. Eine durch den Ciliarkörper gestochene Nadel bewegte sich nicht, ebenso schien eine dicht neben der Macula, etwas nach außen von ihr, eingestochene Nadel absolut stillzustehen.

Nach Entfernung der Sclera an solchem frisch enucleierten Auge kann man die Verschiebung der Aderhaut nach vorn leicht direkt wahrnehmen.

Den Beweis, daß die akkommodative Veränderung sich an der Linse abspielen müsse, hatte THOMAS YOUNG² durch seine zwei berühmt gewordenen Versuche erbracht:

1. zeigte er, daß die Akkommodation nicht durch Hornhautwölbung zustande kommen kann, da auch nach Ausschaltung des Einflusses der Hornhaut durch Eintauchen der letzteren in Wasser die Akkommodation in gleichem Umfange wie vorher nachweisbar war;

2. zeigte er, daß die Akkommodation nicht auf einer Verlängerung der Augenachse beruht, wie vielfach angenommen wurde, indem er sein Auge zwischen einen der Hornhaut aufgelegten und einen kleineren, dem hinteren Pole angelegten Ring einklemmte und so eine nennenswerte Achsenverlängerung des Auges unmöglich machte, ohne daß dadurch das Akkommodationsvermögen beeinträchtigt worden wäre. YOUNG nahm, wie früher PEMBERTON³, an, daß

¹ HENSEN, V. u. C. VOELCKERS: Über die Akkommodationsbewegung der Chorioidea im Auge des Menschen, des Affen und der Katze. Graefes Arch. I 19, 156 (1873).

² YOUNG, TH.: On the mechanism of the eye. Philos. Transact. 1, 23 (1801).

³ PEMBERTON: Dissertatio de facultate oculi qua ad diversas distantias se accommodat. Lugd. Bat. 1719.

die Linse selbst Muskelfasern enthalte, durch deren Kontraktion ihre Gestalt geändert werden könne.

Nach TSCHERNING¹ soll die akkommodative Abflachung der peripheren Linsenteile, „vorübergehende Bildung eines Lenticonus anterior“, das wesentliche Phänomen bei der Akkommodation sein. Ich habe demgegenüber gezeigt, daß diesem Phänomen schon deshalb keine große prinzipielle Bedeutung zukommen kann, weil es sich nicht in allen Augen findet. In meinen Augen z. B. haben auch jene peripheren Teile der Linse, die bei stark erweiterter Pupille eben noch zum Sehen benutzt werden können, annähernd gleich große Akkommodationsbreite, wie die zentralen. Aber selbst wenn die periphere Abnahme der Akkommodationsbreite eine *ausnahmslos* zu beobachtende Erscheinung wäre, so würden sich daraus doch noch keine Schlüsse auf die Theorie der Akkommodation ziehen lassen (s. unten).

GULLSTRAND² kommt durch dioptrische Analyse der in der Linsensubstanz beim Akkommodieren vor sich gehenden Veränderungen („intrakapsulärer Akkommodationsmechanismus“) zu dem Ergebnisse, daß diese „nicht nur in vollständigem Einklange mit dem anatomischen Bau der Linse stehen, sondern auch den ursächlichen Zusammenhang dieses Baues mit der durch die Refraktionsänderung bei Entfernung der Linse und bei der Akkommodation bewiesenen akkommodativen Veränderung des Totalindex der Linse beweisen und erklären“.

Das bei starker willkürlicher Akkommodation wahrnehmbare oben erwähnte Linsenschlottern ist nur durch *eine vollständige Erschlaffung der Zonula* zu erklären. Auf diese für das Verständnis des Akkommodationsvorganges wichtige Tatsache ist eine Reihe von Erscheinungen zurückzuführen, welche hier angeführt werden mögen, soweit sie für die Klärung schwebender Streitfragen von Interesse sind und eine messende Untersuchung der geschilderten Vorgänge ermöglichen.

Bringt man ungefähr im vorderen Brennpunkte des Auges ein Diaphragma mit einem feinen Loche an, so erhält man bekanntlich ein entoptisches Bild der Pupille und des „Linsenspektrums“. Ich benutze zu vielen Beobachtungen eine der kleinen, punktförmigen, physiologischen Linsentrübungen, die bei Akkommodationsruhe ungefähr in der Mitte der Pupille liegt und als feiner, dunkler Punkt im entoptischen Bilde sichtbar wird; sie möge hier kurz als „Linsenpunkt“ bezeichnet werden.

Beobachte ich bei geradeaus gerichtetem Blicke die Lage des erwähnten Punktes im entoptischen Bilde meiner Linse, so kann ich folgendes wahrnehmen: Wenn ich kräftig akkommodiere, so wird zunächst die Pupille enger; eine merkliche Zeit später, nachdem die Pupillenverengerung ihr Maximum erreicht hat, steigt plötzlich der Linsenpunkt, der bis dahin ruhig in der Mitte der Pupille gelegen hatte, nach oben, so daß er sich dem oberen Rande der entoptisch wahrgenommenen Pupille nähert. Entspanne ich die Akkommodation, so fällt der Punkt rasch wieder in die Pupillenmitte hinunter, und erst eine kurze Zeit später erweitert sich die Pupille wieder. Diese zeitliche Verschiedenheit hat wahrscheinlich darin ihren Grund, daß Iris- und Ciliarkörpermuskulatur nicht ganz gleichzeitig innerviert werden. Dafür sprechen folgende Beobachtungen, die ich gelegentlich am Affenauge erheben konnte. Reizt man ein überlebendes, äquatorial eröffnetes Affenauge elektrisch und beobachtet es von rückwärts, so sieht man häufig zuerst die Pupille sich verengern und erst einen Bruchteil einer Sekunde später die Ciliarfortsätze vorrücken. Nach Aufhören der Reizung

¹ TSCHERNING: *Théorie des changements optiques de l'oeil pendant l'accommodation*. Arch. f. Physiol. **7**, 1 (1895).

² GULLSTRAND: Wie ich den intrakapsulären Akkommodationsmechanismus fand. Arch. Augenheilk. **72**, 169 (1912). Vgl. S. 96 dieses Handbuches ds. Bd.

rücken die Ciliarfortsätze rasch zurück, erst etwas später beginnt die Pupille sich zu erweitern.

Der scheinbaren Verschiebung des Linsenpunktes nach oben entspricht in Wirklichkeit eine Senkung der Linse. Daraus folgt, daß die Linse bei starkem Akkommodieren sich merklich nach unten verschiebt, bei Entspannung der Akkommodation wieder heraufrückt.

Neige ich bei Untersuchung meines rechten Auges den Kopf auf die rechte bzw. linke Schulter und akkommodiere jetzt, so steigt der Linsenpunkt gegen den jetzt nach oben gelegenen, also *nasalen* bzw. temporalen Pupillenrand. Senke ich den Kopf so weit nach unten, daß die Stirn tiefer liegt als die Augen, so steigt beim Akkommodieren der Linsenpunkt gegen den jetzt nach *oben*, also wangenwärts gelegenen Pupillenrand. Neige ich den Kopf nur um 90° nach vorn, so daß die Iris in einer horizontalen Ebene liegt, so ändert der Linsenpunkt seine Lage zum Pupillenrande *nicht*, wenn ich akkommodiere.

Die Größe dieser entoptisch wahrgenommenen Pupillenverschiebung läßt sich leicht ausrechnen, wenn man die Lage des entoptisch wahrgenommenen Linsenbildes zur entoptisch gesehenen Pupille im ruhenden und akkommodierenden Auge kennt.

Ich fand an meinen Augen bei stärkster willkürlicher Akkommodationsanstrengung eine durchschnittliche Verschiebung der Linse nach unten um ca. 0,28–0,3 mm.

Das Herabsinken der Linse läßt sich, ebenso wie das akkommodative Schlottern, auch objektiv nachweisen und messen. Derartige Versuche hat in meinem Institut HEINE¹ mittels eines SCHÖLER-MANDELSTAMMSchen Hornhautmikroskopes bei 10–20facher Vergrößerung vorgenommen. Bei starkem Akkommodieren wurde die Ortsveränderung der Linse = 0,25 mm gefunden.

Ich erwartete nach meinen Untersuchungen, daß die akkommodative Linsenverschiebung von Einfluß auf die scheinbare Lage von Objekten sein würde, die sich in verschiedener Entfernung vom Auge befinden.

Die Objekte *a* und *b* mögen eine solche Lage haben, daß sie bei Akkommodationsruhe in der gleichen Richtung gesehen werden, so daß also beide Bilder im Punkte $a_1 b_1$ der Netzhaut zusammenfallen (Abb. 79). Sinkt die Linse so weit herab, daß der ungefähr dem Orte des Knoten

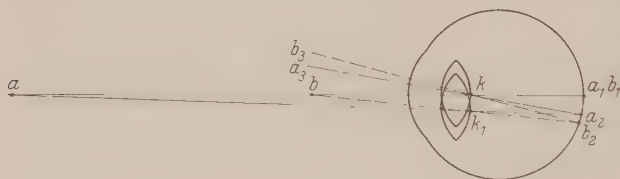


Abb. 79. Einfluß der Linsenverschiebung auf die scheinbare Lage verschieden weit vom Auge entfernter Punkte.

punktes entsprechende Punkt *k* nach k_1 verschoben wird, so fällt nun das Bild des Punktes *a* nach a_2 , das des Punktes *b* nach b_2 ; dementsprechend werden die beiden Punkte jetzt gesondert übereinander, in der Richtung a_1 bzw. b_3 gesehen werden.

Untersuchungen, die mit einem von mir angegebenen Apparate zur Prüfung meiner Voraussetzung HEINE gemeinsam mit mir anstellte, ergaben deren Richtigkeit und ermöglichten auch auf diesem Wege die Größe der akkommodativen Ortsveränderung der Linse zu messen. Die Ergebnisse bestätigen die früheren Befunde.

Die durch *Eserineinträufelung* im Auge hervorgerufenen Veränderungen sind ihrer Art nach in allen bisher bekannt gewordenen Beziehungen denjenigen bei willkürlichem Akkommodieren sehr ähnlich, nur noch höhergradig, als selbst bei maximalem spontanem Akkommodationsimpulse.

¹ HEINE: Die akkommodativen Linsenverschiebungen im Auge, subjektiv und objektiv gemessen. Graefes Arch. II, 44, 299 (1897).

Nach Einträufeln sehr geringer Eserinmengen tritt nicht ein dauernder Krampf des Ciliarmuskels ein, wohl aber genügt ein sehr kleiner Akkommodationsimpuls, um eine mehrere Sekunden dauernde maximale Ciliarmuskelkontraktion auszulösen. Fixiert der Beobachter einen nahen Gegenstand, so ist das während kleiner, zuckender Augenbewegungen sichtbare Linsenschlottern wesentlich ausgiebiger als bei gewöhnlichem Akkommodieren. Schon geringe Akkommodationsimpulse bedingen Herabfallen der Linse um eine merklich größere Strecke als bei Akkommodieren ohne Eserin.

Wird mehr Eserin eingeträufelt, so tritt eine *dauernde* maximale Ciliarmuskelkontraktion bei sehr enger Pupille ein. Das Linsenschlottern bei kleinen Augenbewegungen ist für die entoptische Beobachtung (die objektive Untersuchung ist wegen der engen Pupille erschwert oder unmöglich) sehr ausgiebig, auch ohne daß eine Akkommodationsanstrengung gemacht wird. Die enge Pupille wird bei Akkommodationsimpulsen nicht mehr merklich enger. Die Linse ist nach unten gesunken und ändert ihre Lage zum Pupillenrande bei Akkommodationsimpulsen nicht mehr. Neigt man aber, *ohne* zu akkommodieren, den Kopf auf die eine oder andere Seite, so fällt die Linse sofort gegen den jeweils nach unten gelegenen Teil des Ciliarkörpers. Diese Verschiebungen sind beträchtlich größer, als vor der Eserineinträufelung. Bei Neigung des Kopfes von der rechten auf die linke Schulter verschiebt sich während starker Eserinwirkung meine Linse um annähernd 1 mm. Atropin hebt in ca. 10–15 Minuten diesen Ciliarmuskelkrampf wieder auf.

Die Untersuchung von Augen mit (operativen traumatischen) Irisdefekten ist von großem Werte, weil in günstigen Fällen Linsenrand, Zonulafasern und Ciliarfortsätze der direkten Beobachtung zugänglich sind, ohne daß eine nennenswerte Störung in den physiologischen Funktionen des Akkommodationsapparates eingetreten wäre.

Da die Angaben der verschiedenen Autoren, ob bei der Akkommodation die Ciliarfortsätze gegen die Sehachse vorrücken oder sich gegen den Ciliarkörper zurückziehen, und ob sie beim Akkommodieren anschwellen oder nicht, auffallend auseinandergehen, habe ich mit Rücksicht auf diese Fragen eine große Zahl von Iridektomierten genauer untersucht. Ich beobachtete die nach Eserineinträufelung wahrnehmbaren Veränderungen zum Teile bei auffallendem Lichte mit dem Lupenspiegel nach HIRSCHBERG und MAGNUS (Planspiegel mit dahinter angebrachtem Konvexglase von ca. 20 D.), zum Teile bei auffallendem Lichte mit der v. ZEHENDER-WESTIENSchen oder mit der DRUENER-BRAUSSchen Binokularlupe. Die scheinbare Lage der Ciliarfortsätze beim Ophthalmoskopieren wechselt leicht mit kleinen Bewegungen des Auges oder des Beobachters. Bei einer bestimmten Stellung sieht man die Fortsätze etwas vorragen, weniger, wenn der Untersuchte sein Auge mehr nach der einen oder anderen Seite wendet. Bei geeigneten Vorsichtsmaßregeln lassen sich dadurch etwa veranlaßte Täuschungen wohl vermeiden.

Bei meinen Patienten ließ sich nach Eserineinträufelung ein deutliches Vorrücken der auch in Akkommodationsruhe sichtbaren Ciliarfortsätze gegen die Linse hin nachweisen. Bei den älteren Leuten näherten sie sich dem Linsenrande beträchtlich, indes ohne mit ihm in direkte Berührung zu kommen. Bei jugendlichen Kranken konnte ich eine Verringerung des Abstandes zwischen Ciliarfortsätzen und Linsenrand häufig nicht feststellen. SATTLER und BAEUERLEIN sahen an albinotischen Augen bei der Akkommodation den Zwischenraum zwischen Ciliarfortsätzen und Linsenäquator sogar größer werden.

Besonders hervorzuheben ist, daß bei der Ciliarmuskelkontraktion die Ciliarfortsätze sich *vor die Ebene des Linsenäquators*, d. h. hornhautwärts von ihm,

schieben, niemals aber in der Richtung nach hinten, oder auch nur bis zur Äquatorialebene der Linse selbst, wie SCHÖN¹ und TSCHERNING annehmen. Ein *Anschwellen* der Ciliarfortsätze konnte ich nicht beobachten; vielmehr hatte ich stets den Eindruck, daß die gesehenen Veränderungen *allein* auf Verschiebung der Fortsätze, ohne nennenswerte Volumzunahme zu beziehen seien.

Die Zonulafasern sind bei der angegebenen Untersuchungsweise in vielen Fällen deutlich sichtbar; ich sah sie mehrfach nach Atropineinträufelung als feine, gerade, dunkle Linien, nach Eserin erschienen sie zuweilen undeutlicher, wie verwaschen. (Bei Untersuchung im durchfallenden Lichte hatte auch COCCIUS² einen Unterschied des Aussehens der Zonulafasern im ruhenden und im akkommodierenden Auge wahrgenommen.)

Bei meinen Untersuchungen fand ich mehrfach auffällige, mit der Akkommodation zusammenhängende Veränderungen des Linsenrandes und desjenigen Teiles der äquatorialen Linsenvorderfläche, an welche sich die Zonulafasern anheften: Im atropinisierten Auge stellt sich der Linsenrand öfter als leicht wellenförmige, unregelmäßige Linie dar, während nach Eserineinträufelung statt dessen eine regelmäßigere, mehr der Kreisform sich nähernde Linie gefunden wird. In der Gegend der Anheftungsstelle der Zonulafasern an die Linsenkapsel sieht man am atropinisierten Auge oft sehr deutlich seichte Hügel und zeltähnliche Erhebungen, welche nach Eserin viel flacher werden oder ganz verschwinden.

Mit weiteren von mir (1909) entwickelten Methoden gelingt es, den ganzen Akkommodationsvorgang, Verlagerung der Ciliarfortsätze, Veränderungen an der Linse usw. im überlebenden äquatorial halbierten und von rückwärts bei starker Belichtung betrachteten Auge *direkt* zu verfolgen. Auf diese Weise ließ sich am Affenauge die akkommodative Veränderung des Ciliarkörpers beobachten; da die Erregbarkeit des Ciliarmuskels hier oft eine halbe Stunde und länger nach der Enucleation zu den fraglichen Versuchen groß genug bleibt, unterliegt es keinem Zweifel, daß man derartige Beobachtungen auch an menschlichen Augen wird anstellen können, die etwa wegen eines Tumors usw. in sonst normalem Zustande enucleiert werden. Bisher habe ich zu solcher Untersuchung noch keine Gelegenheit gehabt. Dagegen bietet unsere Methode in etwas anderer Form die Möglichkeit, akkommodative Veränderungen auch im *Menschenauge* nach dem Tode zu fixieren und zur Anschauung zu bringen. Ein befreundeter Kollege war in der Lage, bei einem 20jährigen Kranken mit normalen Augen, der an Tuberkulose starb, kurz ante exitum in das eine Auge wiederholt einen Tropfen 1proz. Eserinlösung, in das andere eine gleich starke Atropinlösung einzuträufeln. Die Augen konnten 1½ Stunde p. m. enukleiert werden und wurden sofort in Formol eingelegt, nach ca. 18 Stunden äquatorial halbiert und in angegebener Weise untersucht. Glaskörper und Linse erwiesen sich vollkommen klar und durchsichtig, letztere deutlich, aber nicht sehr stark gelb gefärbt. Die vorderen Hälften der Augen wurden nun von rückwärts unter Benutzung einer starken Lichtquelle bei *5facher Vergrößerung mittels Zeichenapparates bis in jede Einzelheit genau aufgezeichnet* (Abb. 80).

Man sieht auf der Hinterfläche der Iris des Eserinauges eine große Zahl von feinsten radiären Falten, von welchen vielfach mehrere in der Peripherie gesondert vorhandene zentralwärts nahe dem Pupillenrande zu einer konfluieren. Diese Tatsache zeigt, wie beträchtliche Zwischenräume bei enger Pupille zwischen Iris und Linsenvorderfläche vorhanden sein können.

¹ SCHÖN: Die Akkommodations-Überanstrengung und deren Folgen. Ätiologie des Glaukoms und der Alterskatarakt. Graefes Arch. I. 33. 195 (1887).

² COCCIUS: Die vollständige Wirkung des Tensor chorioideae. Ber. über d. 7. period. internat. Kongr. in Heidelberg 1888.

Die Linse zeigt auch schon in diesem jugendlichen Alter eine sehr unregelmäßige äquatoriale Begrenzung; die Hügel und Täler sind zwar auch im Eserin-auge deutlich vorhanden, aber durchschnittlich deutlich weniger ausgesprochen, flacher, als im Atropinauge, was ich früher schon für das lebende Auge nachgewiesen habe. Diese Unregelmäßigkeit erschwert einigermaßen die Messung der äquatorialen Durchmesser. Um brauchbare Vergleichswerte zu erhalten, ging ich so vor, daß ich einmal eine Reihe von solchen Durchmessern bestimmte, die beiderseits Kuppen des Linsen-äquators berührten, dann eine Reihe solcher Durchmesser, die von Tal zu Tal verliefen.

Durch diese Untersuchungen ist *zum ersten Male für das menschliche Auge* nachgewiesen, daß mit geeigneten Methoden die akkommodative Verschiebung des Ciliarkörpers in toto festgehalten werden kann, und da auch die akkommodative Verkleinerung des äquatorialen Linsendurchmessers und die Abnahme der Unregelmäßigkeiten des Linsenrandes fixiert wurden, bringen unsere Versuche die *erste akkommodative Fixierung der Menschenlinse*.

Nach meinen Untersuchungen wie auch im Hinblick auf den schon oben erwähnten HENSEN-VOELCKERSSchen Nadelversuch, kann es nicht mehr zweifelhaft sein, daß *beide Portionen des Ciliarmuskels, die äußere, Brückesche und die innere Muellersche, in gleichem Sinne wirken*: die Kontraktion einer jeden von beiden bedingt Vorrücken der Ciliarfortsätze und Entspannung der Zonulafasern. Die äußere wird sehr unzuweckmäßig auch als Tensor chorioideae bezeichnet. Richtiger wäre nach der Funktion die Benennung als „Protraktor corporis ciliaris“. Die Innervation der Ciliarmuskeln erfolgt durch den Oculomotorius.

Über den *Einfluß der Akkommodation auf den intraokularen Druck* haben zahlreiche Erörterungen zu den widersprechendsten Ergebnissen geführt. Meine oben mitgeteilten Beobachtungen entscheiden die Streitfrage endgültig dahin, daß auch bei stärkstem Akkommodieren im normalen Auge *keine Druckdifferenz* zwischen vorderem und hinterem Bulbusabschnitte bestehen kann. Denn wenn bei einfachem Akkommodieren die Linse im Zonularaume nach unten sinken kann, wenn sie bei Bewegungen des Auges schlottert, so schließt dies selbstverständlich das Vorhandensein selbst sehr geringer Druckdifferenzen zwischen beiden Räumen mit Sicherheit aus.

Doch bleibt dabei die Frage noch unentschieden, ob und in welcher Weise etwa der *gesamte intraokulare Druck im Glaskörper* und in der vorderen Kammer durch die akkommodative Kontraktion des Ciliarmuskels und durch das Spiel der Pupille beeinflusst werden kann. Alle früheren Tierversuche über den Einfluß der Ciliarmuskelkontraktion auf den intraokularen Druck waren nur bei Hunden und Katzen, zum großen Teile an herausgeschnittenen Augen vorgenommen worden.

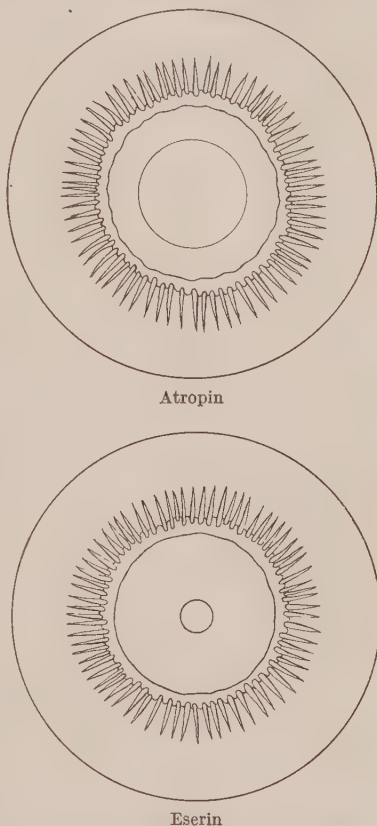


Abb. 80. Umrisse des Atropin- und Eserin-
auges.

Eine größere Versuchsreihe, die ich im Verlaufe meiner Arbeiten über den Akkommodationsvorgang zusammen mit L. HEINE¹ angestellt habe, führte zu dem Ergebnisse, daß *unsere gebräuchlichen Versuchstiere, Hunde, Katzen und Kaninchen* (auch in der Jugend) im Vergleiche zum Menschen *nur eine geringe Akkommodationsbreite* besitzen. Reizung des Ganglion ciliare nach HENSEN und VOELCKERS ergab auch bei jungen Hunden nur eine Refraktionszunahme um 1 bis 2,5 D.; ebenso groß war sie bei einem jungen Wolfe. Lokale elektrische Reizung am Äquator des Auges hatte bei Hunden in wenigen Fällen etwas größere Refraktionszunahme zur Folge, als Reizung vom Ganglion aus. Bei den Katzen, unter denen sich auch sehr junge Tiere befanden, betrug die Refraktionszunahme in der Regel nicht mehr als 2,0 D. Überhaupt nicht nachweisbar war der Einfluß der lokalen elektrischen Reizung auf die Refraktion beim Kaninchen. (PRIESTLEY SMITH² fand in Kaninchenaugen akkommodative Refraktionserhöhung bis zu ca. 4 D.)

Mit dem Nachweise des geringen Akkommodationsvermögens der fraglichen Tiere schien der Wert der bisherigen Untersuchungen über den Einfluß der Akkommodation auf den intraokularen Druck, soweit diese ein negatives Ergebnis hatten, wesentlich beeinträchtigt. Wenn eine akkommodative Drucksteigerung bei jenen Tieren etwa manometrisch sich nicht nachweisen ließ, so durfte daraus zunächst noch nicht auf gleiches Verhalten in dem mit so viel größerer Akkommodationsfähigkeit ausgestatteten Menschenauge geschlossen werden. Wir stellten daher Untersuchungen an Affenaugen an, die sich in den hier in Betracht kommenden Punkten den menschlichen sehr ähnlich verhalten. Einträufelung einiger Tropfen Eserin rief bei mehreren angenähert emmetropischen Affen innerhalb 5–10 Minuten starke Miosis und eine skioskopisch nachweisbare Myopie von 10–12 Dioptrien hervor. Ebenso konnte nach Anlegen von Elektroden an die Sclera durch Reizung mit mäßig starken Strömen Myopie von 10 Dioptrien und mehr hervorgerufen werden. Damit war die Möglichkeit gegeben, die Frage nach dem Einflusse der Akkommodation auf den intraokularen Druck unter Bedingungen in Angriff zu nehmen, welche jenen im menschlichen Auge ähnlich genug sind, um die dort gewonnenen Ergebnisse auf dieses übertragen zu dürfen.

Bei allen Versuchen wurde der Druck in der vorderen Kammer gemessen, denn nach dem früher Gesagten ist genügend festgestellt, daß dieser dem Drucke im Glaskörper unter physiologischen Verhältnissen, insbesondere auch während starker Akkommodation, gleich ist und daher ein getreues Bild des gesamten intraokularen Druckes gibt. Zudem würde gegen die Einführung einer notwendigerweise verhältnismäßig dicken Glaskörperkanüle der Einwand beträchtlicher Alteration der physiologischen Verhältnisse des Ciliarmuskels gemacht werden können, während die Einführung der feinen Kanüle in die vordere Kammer einen verhältnismäßig kleinen Eingriff darstellt, der auf die hier in Betracht kommenden Umstände bei geeigneter Versuchsanordnung kaum einen störenden Einfluß haben kann.

Es zeigte sich regelmäßig, daß während der Reizung die im Ruhezustande leicht hypermetropische Refraktion des Auges myopisch wurde, und daß eine im Äquator des Auges eingestochene Nadel deutlichen Ausschlag im Sinne einer beträchtlichen Kontraktion des Ciliarmuskels gab, ohne daß im Stande der jede pulsatorische intraokulare Druckschwankung wiedergebenden Quecksilbersäule die geringste Änderung eintrat.

¹ HESS u. HEINE: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Akkommodation auf den intraokularen Druck. Greefes Arch. II 46, 243.

² PRIESTLEY SMITH: On accommodation in the rabbit. Ophthalm. Rev. 1898, 287.

Ich habe mich später mit diesen Fragen aufs neue beschäftigt und mit dem HERINGSchen Mikromanometer bei Reptilien, Vögeln und Cephalopoden am enukleierten, überlebenden Auge deutliche intraokulare Drucksteigerung nachweisen können. (Bei früheren Versuchen mit HOELTZKES Manometer hatte sich beim Vogel keine akkommodative Drucksteigerung nachweisen lassen.)

Ferner hat WESSELY¹ eine neue Reihe von Versuchen mit seinem neuen, sehr empfindlichen Registriermanometer angestellt und auch hiermit am enukleierten Vogelauge deutliche akkommodative Drucksteigerung in Vorderkammer und Glaskörper gefunden.

Eine Reihe weiterer Beobachtungen wurde an Affen angestellt, zum Teile an enukleierten Augen mit HERINGS Mikromanometer und mit WESSELYS Registriermanometer, zum anderen Teile an lebenden, curaresierten Affen; ferner stellte ich neue Versuche an mehreren Hunden an. Sämtliche Versuche ergaben in Übereinstimmung mit den früher von uns am Säuger angestellten, daß hier nicht die kleinste akkommodative Steigerung des intraokularen Druckes nachgewiesen werden kann.

Schließlich möge noch eine an menschlichen Augen angestellte Beobachtung kurz erwähnt werden. Um unter möglichst günstigen Versuchsbedingungen einen etwaigen Einfluß starker Ciliarmuskelkontraktion auf Netzhaut- und Aderhautzirkulation untersuchen zu können, gingen wir in der folgenden Weise vor: Die Pupille eines normalen Auges wurde zunächst durch Homatropin stark erweitert. Danach wurde ein Tropfen Eserin eingeträufelt. Das Eserin wirkt dann nach wenigen Minuten auf den Ciliarmuskel in der Weise ein, daß ein sehr geringer Akkommodationsimpuls mit entsprechend geringer Konvergenz maximale Kontraktion des Ciliarmuskels bei weiter Pupille herbeiführt. Die weite Pupille gestattet ein genaues Untersuchen des Augenhintergrundes im aufrechten Bilde mit entsprechend starken Konkavgläsern während einer beträchtlich größeren Ciliarmuskelkontraktion, als sie unter physiologischen Verhältnissen vorkommt. Zugleich ist der störende Einfluß der Kontraktion der äußeren Augenmuskeln ziemlich vollständig ausgeschaltet, da die maximale Ciliarmuskelkontraktion schon bei sehr geringem Akkommodationsimpuls, also sehr geringer Kontraktion der äußeren Augenmuskeln eintritt. Trotz dieser günstigen Bedingungen konnten wir bei maximaler Ciliarmuskelkontraktion weder in der Füllung der Netzhautgefäße, noch in der Färbung des Hintergrundes eine Änderung wahrnehmen. Auch diese Versuche widersprechen der Annahme, daß der intraokulare Druck beim Menschen durch Kontraktion des Ciliarmuskels erhöht werde. Angestrenktes Akkommodieren ruft bei manchen Menschen gewisse subjektive Lichterscheinungen hervor, die hier zu besprechen sind, da man sie vielfach mit akkommodativer Steigerung des intraokularen Druckes in Zusammenhang bringt (NAGEL u. a.).

Die erste Beschreibung der Erscheinung finde ich bei PURKINJE (1819): „Wenn ich vor einer hellweißen Fläche das Auge zum Nahesehen einrichte, so, wie wenn ich in die nächstmögliche Nähe sehen wollte, so erscheint mir in der Mitte des Gesichtsfeldes ein weißer, durchsichtiger Kreis mit einer bräunlichen, halbdurchsichtigen, unbestimmt begrenzten Umgebung. Lasse ich nun das Auge frei, so verschwindet der Fleck und die weiße Fläche ist an der Stelle lichter als anderwärts. Komme ich dem nahesehenden Auge noch durch einen Druck an irgendeiner Seite des Augapfels zu Hilfe, so wird der Fleck dunkelbraun und undurchsichtig und hat eine lichtviolette, halbdurchsichtige Umgebung, indes der weiße Kreis in der Mitte noch immer stehen bleibt, nur bekommt er bei noch mehr verstärktem Drucke einen braunen Fleck in der Mitte, oder er verschwindet gar und man sieht nur einige weiße Fleckchen an seiner Stelle.“

¹ WESSELY: Experimentelle Untersuchungen über den Augendruck, sowie über qualitative und quantitative Beeinflussung des intraokularen Flüssigkeitswechsel. Arch. Augenheilk. 1908, 1, 97.

Im großen und ganzen lauten die meisten Beschreibungen der späteren Beobachter der PURKINJESchen ähnlich. Es ist nach dem oben Gesagten nicht mehr angängig, die Erscheinung auf eine *akkommodative* Drucksteigerung im Auge zurückzuführen, wohl aber ist nicht ausgeschlossen, daß die mit angestrengter Akkommodation verknüpfte starke Konvergenz in manchen Augen eine zur Erzeugung der fraglichen Erscheinung genügende Steigerung des intraokularen Druckes bedingt. Ich selbst kann trotz jahrelanger Übung im willkürlichen starken Akkommodieren niemals hierdurch allein die geschilderte Erscheinung hervorrufen; wohl aber sehe ich bei mäßiger Steigerung der intraokularen Spannung durch Druck mit dem auf das Auge gelegten Finger bei Betrachten einer gleichmäßig hellen Fläche einen dunklen Fleck entsprechend dem fovealen Bezirke. Nach REDDINGIUS soll der Akkommodationsfleck im homotropinisierten Auge nicht auftreten.

Eine zweite hierher gehörige Erscheinung ist unter dem Namen des CZERMAKschen „*Akkommodationsphosphenes*“ bekannt. CZERMAK¹ schilderte es mit folgenden Worten: „Wenn ich im Finstern die Augen willkürlich auf ihren Nahepunkt einstelle und dann ganz plötzlich mit der fühlbaren und bedeutenden Anstrengung fürs Nahesehen nachlasse, so sehe ich, wie PURKINJE zuerst angab, einen schmalen und ziemlich scharf begrenzten feurigen Ring von bedeutendem Durchmesser nahe an der äußersten Grenze des gemeinschaftlichen Sehfeldes aufleuchten.“ CZERMAK zieht daraus den Schluß, „daß es Augen gibt, in welchen eine nahe hinter der Ora serrata gelegene ringförmige Netzhautzone bei dem plötzlichen Übergang der einrichtenden und eingerichteten Teile des Akkommodationsapparates aus ihrer positiven Einrichtung (für die Nähe) in ihre Anordnung für den ruhenden, relativ fernsichtigen Zustand, einer lokalen Zerrung (Phosphen) ausgesetzt ist“. Die Erscheinung wird nur von verhältnismäßig wenigen Beobachtern wahrgenommen; mir selbst gelingt es auf keine Weise, sie bei mir hervorzurufen.

HELMHOLTZ hatte aus den von ihm, CRAMER und LANGENBECK gefundenen Tatsachen folgende *Ansicht über den Mechanismus der Akkommodation* hergeleitet:

„Die Krystalllinse ist ein elastischer Körper, der bei Entspannung der inneren Augenmuskeln durch den Zug der an ihrem Rande sich anheftenden Zonula in radialer Richtung gedehnt und daher in Richtung ihrer Symmetrieachse etwas zusammengezogen ist . . . Die in Richtung der Meridiane des Auges verlaufenden Radialfasern des Ciliarmuskels, welche am hinteren Ende der Ciliarfortsätze im Gewebe der Aderhaut endigen, werden bei ihrer Zusammenziehung das dort mit der Aderhaut und Glashaut fest verbundene hintere Ende der Zonula nach vorn ziehen und dadurch die Spannung der Zonula und ihren Zug gegen die Peripherie der Linse aufheben müssen, so daß infolge davon die Linse in Richtung ihrer Durchmesser sich zusammenziehen, in Richtung ihrer Achse sich verdicken wird. Dadurch wird auch notwendig die Wölbung ihrer beiden Flächen vergrößert werden.“

Die Elastizität der Linse ist hauptsächlich ihrer Kapsel zu verdanken, denn wenn die Kapsel abgestreift ist, zeigen die oberflächlichen Schichten der Linse mehr eine schleimige als eine gallertige Konsistenz und haben kein Bestreben, Eigenform anzunehmen (HELMHOLTZ). Auch SCHWEIGGER hat wieder darauf hingewiesen, unter Betonung der bekannten Tatsache, daß auch Linsen mit verflüssigtem Inhalte (Cataracta hypermatura), bei welchen von einer Elastizität der Linsenfasern nicht die Rede sein kann, der Kugelform zustreben, wenn keine äußere Kraft auf sie einwirkt.

Ferner machte HELMHOLTZ die Annahme, „daß Linse, Zonula und Aderhaut eine vollständig geschlossene, vom Glaskörper prall ausgefüllte Kapsel bilden und daß der Druck der Flüssigkeit die Spannung der genannten Teile werde

¹ CZERMAK: Über das Akkommodationsphosphen. Graefes Arch. I 7, 147 (1860).

unterhalten müssen“, und HENSEN und VOELCKERS¹, deren Untersuchungen allgemein als erste experimentelle Stütze der HELMHOLTZschen Theorie angesehen werden, schreiben:

„Wie man sieht, ist im wesentlichen die Abplattung der Linse abhängig von dem Führungszustande des Bulbus, es würde also eine Formänderung schon durch Ab- und Zunahme des Augeninhaltes, selbst abgesehen von der Linsenimbibition hervorgerufen werden.“

Für die Richtigkeit des *ersten* Teiles der HELMHOLTZschen Theorie, wonach die vermehrte Linsenwölbung durch verminderte Spannung der Zonula zustande kommt, ist der erste vollgültige Beweis durch den Nachweis des Linsenschlotterns und des Herabsinkens der Linse bei physiologischem starkem Akkommodieren erbracht.

Dagegen folgt aus meinen Untersuchungen die *Unhaltbarkeit* des *zweiten Teiles der Helmholtzschen Theorie*. Denn nach dieser müßte ja die verminderte Spannung bzw. Entspannung der Zonula von einer entsprechenden Herabsetzung des Glaskörperdruckes begleitet sein; wir sehen aber, daß die genannten Teile bei unverändertem Glaskörperdrucke das eine Mal gespannt, das andere Mal völlig entspannt sind. Meine Auffassung, daß unmöglich der Glaskörperdruck die Linsenspannung erhalten kann, wird gestützt durch eine Beobachtung BEERS, der am Affenauge bei Kontraktion des Ciliarmuskels Vorwölbung der Linse auch dann noch eintreten sah, wenn ein Fenster im hinteren Augenpolc ausgeschnitten, der Glaskörperdruck also = 0 war. Auch HEINES Beobachtungen am eröffneten menschlichen Auge bestätigen die Richtigkeit meiner Anschauung.

¹ VOELCKERS u. HENSEN: Experimentaluntersuchung über den Mechanismus der Akkommodation. Kiel 1868.

Vergleichende Akkommodationslehre.

Von

C. v. HESS †

München.

(Abgeschlossen und ergänzt durch G. GROETHUYSEN-München.)

Mit 6 Abbildungen.

Bei den niedersten Metazoen wird die Lichtempfindung vermittelt durch Zellen, die einzeln oder in Gruppen mehr oder weniger nahe der Hautoberfläche liegen. In diesen Fällen wird nur eine Mehrung oder Minderung der Lichtstärke der Umgebung wahrgenommen, nicht aber die *Richtung* des einfallenden Lichtes. Akkommodative Einrichtungen sind also hier nicht erforderlich. (Beispiele sind die lichtempfindlichen Zellen bei Amphioxus, die Füßchen gewisser Seesterne, die ich in großer Ausdehnung gleichmäßig lichtempfindlich fand, und die kleinen Kölbchen mancher Seeigel, die bei Beschattung rasch zu rotieren anfangen.) Auf einer etwas höheren Stufe kleiden die lichtempfindlichen Elemente eine becherartige Vertiefung der Körperoberfläche aus, die z. B. bei Nautilus nur durch eine kleine Öffnung mit der Außenwelt in Verbindung steht; solche, nach dem Prinzip der Lochcamera gebaute Augen ermöglichen bereits die Wahrnehmung der *Richtung* des einfallenden Lichtes und daher auch ein gewisses „Bildsehen“. Bei der Lochcamera ist die Schärfe des Bildes vom Abstände des Objektes unabhängig, also auch hier akkommodative Einstellungsänderung nicht erforderlich. Endlich fehlt auch bei der ganzen großen Gruppe der Facettenaugen das Bedürfnis nach einer solchen, da hier infolge des geringen Durchmessers der einzelnen dioptrischen Elemente ferne und nahe Gegenstände angenähert gleich scharf abgebildet werden.

Den eben geschilderten Formen gegenüber kann bei den nach dem Prinzip des Wirbeltierauges gebauten Sehorganen eine akkommodative Einstellungsänderung von großem Werte sein und ist dementsprechend je nach den Bedürfnissen der verschiedenen Tierarten in sehr verschiedenem Umfang zur Entwicklung gekommen.

Durch systematische Untersuchung mit neuen physiologischen Methoden konnte ich nachweisen, daß bei den Wirbeltieren vier im Prinzip verschiedene Akkommodationsmechanismen vorkommen, drei weitere, höchst merkwürdige und bisher unbekannte Mechanismen fand ich bei Wirbellosen. Zur Erleichterung des Verständnisses des Folgenden habe ich in nebenstehender Abbildung (Abb. 81) die sechs wesentlichsten akkommodativer Vorgänge grob schematisch und unter Weglassen alles nicht unmittelbar hier Gehörigen wiedergegeben; die ausgezogenen Linien entsprechen den Verhältnissen bei Akkommodationsruhe, die punktierten jener bei ausgiebiger Akkommodation. Die roten Partien geben annähernd die Lage des Akkommodationsmuskels (die Größenverhältnisse der einzelnen Teile sind in Wirklichkeit zum Teil wesentlich andere).

Die verschiedenen Arten der Wirbeltierakkommodation lassen sich kurz in folgender Weise darstellen:

1. *Fische*: Die harte kugelige Linse ist keiner Gestaltsveränderung fähig. Das Auge ist in Akkommodationsruhe auf die *Nähe* eingestellt und wird durch einen von hinten und seitlich unten an die Linse herantretenden Muskel („Campanula“) bei der Akkommodation der Netzhaut genähert, das Auge daher *aktiv* auf die *Ferne* eingestellt (BEER) Abb. 81 a. Eine interessante Ausnahme macht der vorwiegend in Luft auf Nahrung ausgehende Periophthalmus Koelreuteri, für den ich nachwies, daß er bei Akkommodationsruhe auf die Ferne eingestellt ist; ein der Campanula entsprechender, aber von vorn zur Linse kommender Muskel zieht hier bei der Akkommodation die Linse hornhautwärts (also in entgegengesetzter Richtung wie bei allen anderen Fischen), wodurch also eine akkommodative *Nahe*einstellung zustande kommt.

2. *Amphibien*: Auch hier ist die kugelige Linse hart und keiner Gestaltsveränderung fähig. Eine aktive *Nahe*einstellung erfolgt, wie ich zeigte, durch Annäherung der Linse an die Hornhaut, also Vergrößerung des Linsen-Netzhautabstandes vermittels eines bzw. zweier in der Iris gelegener und an die Linse inserierender Muskel Abb. 81 b. Der Mechanismus ist bei urodelen und anuren Amphibien in charakteristischer Weise verschieden (s. unten).

3. *Sauropsiden*: Bei Reptilien und Vögeln begegnen wir zum ersten Male einer Akkommodation *durch Gestaltsveränderung der Linse*, die hier wesentlich weicher ist als bei Fischen und Amphibien, um so weicher, je geringer das Bedürfnis ausgiebiger akkommodativer *Nahe*einstellung ist. Letztere erfolgt hier durch *aktiven Druck der Iris* auf die *peripheren Teile der Linsenvorderfläche*. Abb. 81 c.

4. *Säuger*: Auch hier erfolgt die Akkommodation durch *Gestaltsveränderung der verhältnismäßig weichen Linse*; diese wird aber nicht durch Druck der Iris-muskulatur herbeigeführt, sondern durch Entspannung der Zonulafasern infolge von Annäherung der Ciliarfortsätze an den Linsenrand bei Kontraktion des Ciliarmuskels. Abb. 81 d.

5. *Wirbellose*: Bei Kopffüßern, Alciopiden und Heteropoden konnte ich akkommodative Einstellungsänderungen nachweisen und deren Mechanismus aufdecken. Allen dreien ist gemeinsam *aktive Nahe*einstellung durch *Vergrößerung des Abstandes zwischen Linse und Netzhaut*. Diese erfolgt (im Gegensatz zu den Amphibien) bei den Kopffüßern in der Weise, daß ein ringförmiger Muskel bei seiner Zusammenziehung den Druck im Glaskörper-raume beträchtlich steigert. Da die Augenwandung hier ungemein weich und nachgiebig ist, führt diese Drucksteigerung zu einer Gestaltsveränderung der Bulbushülle, wodurch die

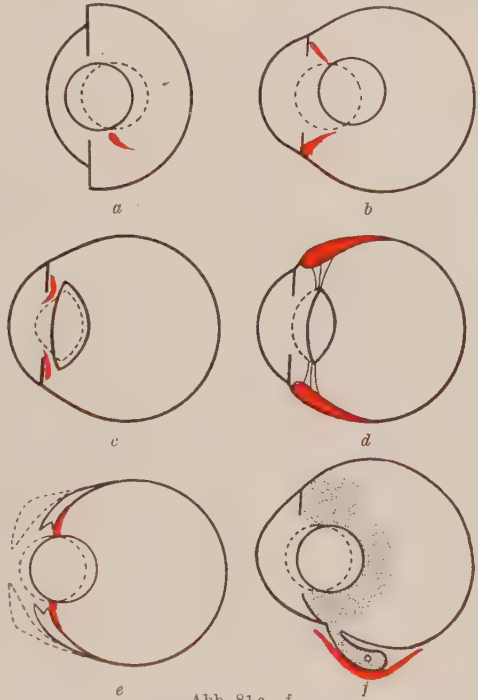


Abb. 81 a—f.
(Erklärung im Text.)

Linse (mit dem ganzen vorderen Augenabschnitte) nach vorn verlagert wird. Auch bei den Heteropoden hat Kontraktion eines in den Augenhüllen liegenden Muskels ein Vorrücken der Linse zur Folge. Den interessantesten und merkwürdigsten Mechanismus fand ich bei Alciopiden: Hier findet sich außerhalb der eigentlichen Bulbuswandung eine kleine, mit „Glaskörper“-Flüssigkeit gefüllte Blase, von der ein Kanal ins Augeninnere führt; sie ist von Muskelfasern umgeben, die bei ihrer Kontraktion etwas von jener Flüssigkeit ins Augeninnere pressen, was ein Vorrücken der Linse zur Folge hat. Abb. 81 f.

Im einzelnen ist über die einschlägigen physiologischen Verhältnisse folgendes zu sagen.

1. Fische.

In der Wirbeltierreihe begegnen wir unter den *Fischen* bei vielen Teleosteen deutlichen, zum Teil umfangreichen akkommodativen Änderungen. Der *Akkommodationsmuskel* in der sog. *Campanula* des Fischeauges wurde von LEYDIG¹ entdeckt, seine Verbindung mit der Linse, zu welcher er schief gerichtet ist und an der er im allgemeinen etwas nasal vom untersten Punkte tangential angreift, hat H. VIRCHOW² eingehend geschildert; er zeigte, daß der Muskel, den er als „Linsenmuskel“ bezeichnet, bei seiner Kontraktion die Linse temporalwärts verschieben muß.

Die Teleosteer sind die einzige zu akkommodativen Änderungen befähigte Tierklasse, deren Augen im Ruhezustande auf die *Nähe* eingestellt sind. Weiter unterscheiden sie sich von allen anderen akkommodationsfähigen Tieren dadurch, daß sie eine *aktive Akkommodation für die Ferne* besitzen. Diese kommt dadurch zustande, daß die Linse durch Zusammenziehung des von TH. BEER³ als *Retractor lentis* bezeichneten (früher als *Campanula Halleri* beschriebenen) Muskels der Netzhaut genähert wird. Der Iris kommt bei den meisten Fischen keine wesentliche Rolle bei der Akkommodation zu.

Ich habe die Versuche von BEER für eine Reihe von Fischen wiederholt und seine Befunde in den wesentlichen Punkten bestätigen können. Zur Feststellung der akkommodativen Änderungen der *Campanula* fand ich es am zweckmäßigsten, die vordere Hälfte des überlebenden, äquatorial halbierten Auges bei starkem auffallenden Lichte während elektrischer Reizung zu beobachten.

Von dem bei allen bisher untersuchten Teleosteen gefundenen grundverschieden ist Refraktion und Akkommodation bei den vorwiegend in *Luft* ihrer Nahrung nachgehenden *Schlammspringern*, wie ich für den zu den Gobiiden gehörigen *Periophthalmus Koelreuteri* nachweisen konnte. Die einschlägigen Verhältnisse sind nach verschiedenen Richtungen von besonderem Interesse. Der merkwürdige Fisch lauert meist in der Weise auf Beute, daß der Körper unter der Wasseroberfläche verborgen bleibt, während die nach oben aus dem Kopfe hervorstehenden Augen wie die Periskope der Unterseeboote allein über den Wasserspiegel hervorragen. Die Vorderflossen sind zu fußartigen Gebilden verwandelt, die dem Tiere ermöglichen, bei Ebbe auf feuchtem Schlamme mit überraschender Schnelligkeit Käfern usw. nachzujagen.

Ich fand die Schlammpringer zum Unterschiede von den anderen bisher besprochenen Teleosteen im Ruhezustande *nicht* kurzsichtig, sondern emmetropisch oder leicht hypermetropisch. Danach war die Untersuchung der *Akkommodation* von besonderem Interesse, denn eine negative Akkommodation, wie sie *sämtliche* bisher untersuchten Fische zeigten, würde für ein emmetropisches Tier das Sehen ja nur verschlechtern, nicht aber verbessern können. Die Be-

¹ LEYDIG: Beitr. z. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. d. Rochen u. Haie. Leipzig 1852.

² VIRCHOW, H.: Beitr. vergl. Anat. d. Auges. Berlin 1882.

³ BEER, TH.: Die Akkommodation des Fischeauges. Pflügers Arch. 58 (1894).

stimmung der akkommodativen Refraktionsänderungen auf skioskopischem Wege gelang leicht, indem ich durch einen Mitarbeiter an feinen Drähten befestigte Fliegen einige Zentimeter vor dem Kopfe des nahe der Glaswand sitzenden Fisches bewegen ließ, während ich ununterbrochen skioskopierte. Sowie sich die Aufmerksamkeit des Tieres auf die Beute richtete, was sich z. B. in entsprechenden Drehungen des Kopfes oder Bewegungen des ganzen Tieres usw. kundgab, verwandelte sich seine Emmetropie in Myopie von mehreren Dioptrien.

Durch diese Versuche ist zum ersten Male für einen Fisch aktive Nahakkommodation bei emmetropischer Refraktion nachgewiesen. Die Erscheinung ist auch insofern von Interesse, als sie den bisher einzigen Fall von zwei prinzipiell verschiedenen Akkommodationsmechanismen in einer und derselben Tierklasse bildet; sie stellt sich als eine vortreffliche Anpassung an die besonderen Lebensbedingungen dieser merkwürdigen Fische dar.

Die Augen der *Ganoiden* waren bisher auf ihren Akkommodationsapparat nicht untersucht. Ich fand elektrische Reizung bei einem jungen Stör (*Accipenser sturio*) ebenso wie bei den Selachiern ohne jeden sichtbaren Einfluß auf Iris und Linse. Auch der Ciliarring des Störs zeigt nach meinen Untersuchungen weitgehende Ähnlichkeit mit den von mir für Selachier, insbesondere für *Scyllium* nachgewiesenen morphologischen Verhältnissen, unterscheidet sich also gleichfalls in charakteristischer Weise von jenem der Teleosteer.

2. Amphibien.

Die anatomischen Verhältnisse des Ciliarringes im Amphibienauge unterscheiden sich von jenen bei Sauropsiden (s. d.) unter anderem dadurch, daß die Firsten der Ciliarfortsätze nicht wie dort in unmittelbare Berührung mit der Linse treten, vielmehr bleibt zwischen ihnen und dem Linsenäquator im allgemeinen ein mehr oder weniger großer Zwischenraum, die Iris gleitet leicht auf der Linsenvorderfläche. Wie im Säugerauge steht also auch bei den Amphibien der vordere Bulbusabschnitt mit dem hinteren in offener Verbindung, und schon darum ist die Annahme einer isolierten akkommodativen Drucksteigerung im Glaskörper (BEER) unhaltbar.

Der physiologische Vorgang der Akkommodation zeigt bei Urodelen und Anuren so charakteristische Verschiedenheiten, daß eine gesonderte Besprechung beider erforderlich erscheint.

Die Pupille liegt bei den von mir untersuchten *Urodelen* nicht in der Mitte der Irisebene, sondern so weit nach unten, daß die Iris oben angenähert doppelt so breit erscheint wie unten; ihre Form ist leicht queroval, genau nach unten zeigt sie eine kleine Ausbuchtung, von der eine schmale, ziemlich tiefe, nach hinten gerichtete Furche in der Iris nach unten bis zu deren Wurzel zieht. Reizt man ein frisch enucleiertes Auge mit schwachen Strömen, so gleicht diese Furche sich mehr oder weniger vollständig aus, und die Vorderkammer wird in der unteren Hälfte durch leichtes Vorrücken der Iris flacher, während in der oberen Hälfte diese akkommodative Abflachung im allgemeinen nicht erfolgt; zuweilen hatte ich sogar den Eindruck, daß die Kammer hier ein wenig tiefer wurde. Mit den von mir entwickelten Methoden läßt sich nun leicht zeigen, daß bei jeder Reizung die *Linse* eine kleine Strecke *nach oben und nasalwärts verschoben wird* und bei Aufhören der Reizung wieder in die ursprüngliche Stellung zurückkehrt. Diese Bewegungen verlaufen rascher als die Pupillenänderungen, so daß bei genügend kurz dauernder Reizung die Linse oft schon in ihre Ruhestellung zurückgekehrt ist, ehe die Pupillenerweiterung beginnt.

Bei den *Anuren* sieht man, wie ich im Gegensatze zu BEER feststellte, besonders leicht bei Kröten, bei Reizung charakteristische Änderungen an der Iris in erster Linie gerade nach *unten*, etwas weniger starke von ähnlicher Art

gerade nach *oben*, d. i. entsprechend der tiefsten und der höchsten Stelle der Corneoscleralgrenze. Die bei Urodelen meist so deutliche Irisfurche (s. oben) ist bei Anuren nicht vorhanden. Im Augenblicke der Reizung erfolgt hier, unten und oben, in der äußersten Peripherie leichte Vertiefung der vorderen Kammer, indem die Iris hier ein wenig in der Richtung gegen die Augenmitte hin verlagert wird, während gleichzeitig in den mittleren, der (hier nach *oben* von der Irismitte liegenden) Pupille näheren Teilen die vordere Kammer durch Vorrücken der Linse sich abflacht. Nicht selten sieht man die Iris unten, etwas weniger oben, eine kleine Strecke weit hinter der Corneoscleralgrenze vorrücken.

Die Pupille wird bei stärkerer elektrischer Reizung etwas weiter, auch hier erfolgen die Pupillenbewegungen beträchtlich langsamer als die akkommodativen, die bei genügend kurz dauerndem Reize schon abgelaufen sein können, ehe die Pupillenerweiterung beginnt. Bei Reizung rückt die Linse hornhautwärts, man sieht hier nichts von den seitlichen, nach oben und nasalwärts gerichteten Verschiebungen, die bei Urodelen so deutlich sind.

Der Art nach ähnliche, nur weniger stark ausgesprochene akkommodative Änderungen, wie die hier für Kröten beschriebenen, konnte ich auch bei allen von mir untersuchten Froscharten nachweisen; die Einziehung am unteren und, in geringerem Grade, am oberen Pole der Iris ist mit meinen Methoden meist leicht zu sehen.

Meine Versuche an Amphibien lehren, daß BEERS Angaben weder hinsichtlich des Mechanismus der Akkommodation noch hinsichtlich der topographischen Verhältnisse der Binnenmuskeln den Tatsachen entsprechen. Von anatomischer Seite war TRETJAKOFF¹ in einer unter H. VIRCHOWS Leitung angestellten Untersuchung zu ähnlichen Anschauungen gekommen, wie ich jetzt von der physiologischen. Die von mir nachgewiesene charakteristische Linsendrehung im Urodelenauge nach oben und vorn macht die Annahme einer von hinten unten wirkenden Kraft notwendig, die in dem von TRETJAKOFF beschriebenen Muskel gegeben ist; die von mir beobachteten physiologischen Unterschiede zwischen Urodelen- und Anurenakkommodation entsprechen den von TRETJAKOFF beschriebenen Verschiedenheiten der Binnenmuskeln beider Amphibienarten.

3. Reptilien.

Die von mir eingeführte Untersuchung bei starkem auffallenden Lichte gibt ungemein schöne Bilder von den einschlägigen Verhältnissen und gestattet, völlig neue Einblicke in die Anatomie und Physiologie des Akkommodationsvorganges, da, wie ich zeigen konnte, bei allen untersuchten Tierarten die Akkommodationsmuskulatur nach der Enucleation noch eine halbe Stunde oder länger genügend erregbar bleiben kann, selbst wenn der ganze hintere Augenabschnitt, ja sogar die vorderen Aderhautpartien und Teile des Ciliarkörpers entfernt werden.

a) Schildkröten.

Die bedeutsamsten Aufschlüsse erhalten wir bei Reptilien wie bei Vögeln durch das (hier zum ersten Male geübte) Studium der *Spiegelbildchen der vorderen Linsenfläche von rückwärts*. Da die Beobachtung hier durch keine Iris beschränkt ist und die Linsenbildchen an allen Stellen zwischen vorderem Pole und Äquator leicht verfolgt werden können, läßt sich auf diesem Wege die gesamte *akkommodative Gestaltsveränderung der Linsenvorderfläche direkt wahrnehmen*.

Versetzt man am frisch enukleierten, uneröffneten Schildkrötenauge die Binnenmuskulatur in Krampf, so kann man bei Betrachtung von vorn folgendes

¹ TRETJAKOFF: Die vordere Augenhälfte des Frosches. Z. wiss. Zool. **80** (1906).

feststellen (Abb. 82a und b): Die Pupille wird durch Zusammenziehung der Iris Muskeln enger, während aber in Akkommodationsruhe das ganze Irisgewebe annähernd eine Ebene bildet, sieht man im kontrahierten Zustande in der Nähe der Pupille eine ziemlich tiefe, scharf begrenzte, nach hinten gerichtete Furche in der Iris; der pupillarwärts von dieser gelegene Irissaum ist nach vorn aufgeworfen, so daß ein kurzer, nach vorn offener Trichter zustande kommt. Durch diesen tritt die Linse in der Weise hervor, daß die mittleren, der vorderen Polgegend entsprechenden Teile stark, die etwas seitlich von ihr gelegenen wesentlich schwächer gewölbt sind. Man kann an geeigneten Präparaten dieser Art ohne weiteres erkennen, daß die in die vordere Kammer ragenden Linsenpartien unmöglich Teile eines kugelförmigen Gebildes sein können, wie *Beer* angibt.

Bei faradischer Reizung eines normalen Auges sieht man bei Untersuchung von vorn mit der Binokularlupe das vordere Linsenbildchen einer passenden Lichtquelle plötzlich ungemein klein werden und rasch nach vorn eilen, so daß man den Eindruck hat, als schösse es, indem es sich verkleinert, durch die Pupille hervor. Bei Aufhören der Reizung fährt es rasch zurück und wird dabei größer, die Erweiterung der Pupille erfolgt oft schon einen Bruchteil einer Sekunde früher. Solange der Kontraktionszustand der intraokularen Muskeln andauert, kann man bei passender schräger Blickrichtung dicht hinter der Pupille an der der Lichtquelle gegenüberliegenden Seite einen hellglänzenden, angenähert halbkreisförmigen Reflex der Linsenvorderfläche wahrnehmen.

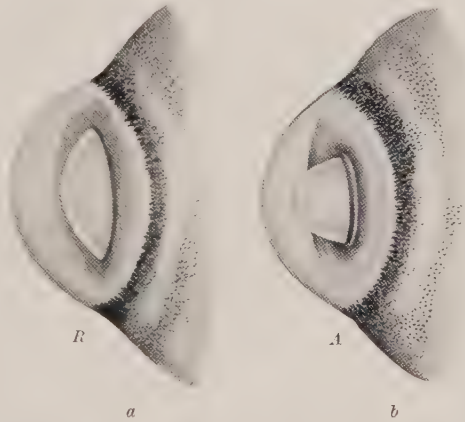


Abb. 82a und b. Vorderer Abschnitt eines uneröffneten Schildkrötenauges. R in Ruhe, A in Akkommodation.

Bei Betrachtung der vorderen Hälfte eines äquatorial halbierten Schildkrötenauges von *rückwärts* sieht man folgendes: Die Ciliarfortsätze, die im ruhenden Auge *peripher* vom Linsenrande sichtbar waren, erscheinen während der Akkommodation so fest an die Linse gepreßt, daß sie an ihr plattgedrückt werden und zwischen je zweien nur eine schmale, tiefe Furche sichtbar ist. Beobachtung bei verschiedener Belichtung und verschiedenen Lagen des untersuchten Auges zur Lichtquelle lehrt, daß in der Tat die Gestalt der Linsenvorderfläche durch Anpressen der Ciliarfortsätze an die peripheren Linsenteile geändert werden kann.

Im ruhenden Auge sieht man bei passender Stellung einer möglichst seitlich gehaltenen punktförmigen Lichtquelle den dieser gegenüberliegenden Teil des Linsenrandes auf eine mehr oder weniger große Strecke als feinste hellglänzende Linie, die ihre Lage bei Verschieben der Lichtquelle entsprechend ändert, so daß nur der ihr gegenüberliegende Randteil leuchtend erscheint. Im Augenblicke der Kontraktion des Ciliarmuskels wird, bei unveränderter Stellung der Lichtquelle, der vorher leuchtende Teil des Linsenäquators dunkel, und eine leuchtende, angenähert halbkreisförmige Linie tritt an dem entsprechenden, der Lichtquelle gegenüberliegenden Teile des *Pupillenrandes* auf. Bei Versuchen mit faradischen Strömen sieht man im Augenblicke des Stromschlusses die glänzende Linie vom Linsenrande nach dem Pupillenrande überspringen, im Augenblicke der Stromöffnung wieder an den Linsenäquator zurückkehren.

Die genauere anatomische Untersuchung der einzelnen Teile des Ciliarringes der Schildkröte führte mich zur Entdeckung einer eigenartigen Bildung an den gerade nach unten gelegenen Teilen des Ciliarkörpers: Bei Betrachtung des letzteren von rückwärts im auffallenden Lichte fand ich, daß regelmäßig zwischen den beiden nach unten gerichteten Ciliarfortsätzen ein beträchtlich tieferer und breiterer Zwischenraum sichtbar ist als zwischen den übrigen Ciliarfortsätzen, die Linse zeigt an der entsprechenden Stelle eine flache, kolobomartige Einkerbung. Die mikroskopische Untersuchung des Schildkrötenauges deckte an der eben beschriebenen Stelle einen verhältnismäßig sehr kräftigen, quer

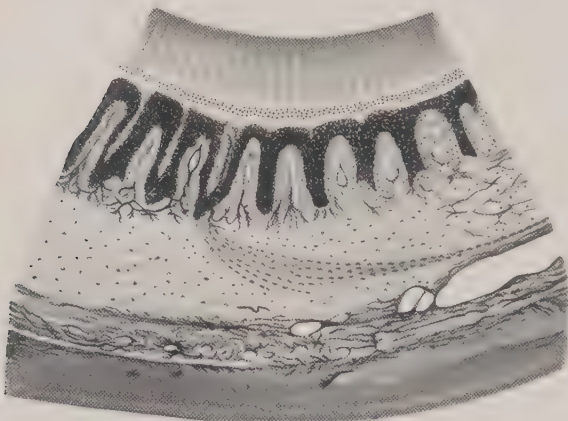


Abb. 83. Frontalschnitt durch die untere Hälfte des Ciliarringes einer Schildkröte, zeigt den Transversalmuskel in seinem ganzen Verlaufe.

verlaufenden Muskel auf, der, wie ich vermute, die Aufgabe hat, durch seine Kontraktion die Wirkung der ringförmigen Binnenmuskulatur ähnlich wie eine Bandbremse zu unterstützen. Jedenfalls hilft seine Zusammenziehung des Durchmessers des Ciliarringes verkleinern und erleichtert so die Entfaltung der Wirkung der übrigen Muskeln auf die Linse. Abb. 83 zeigt den Muskel auf einem Frontalschnitt.

Von besonderem Interesse ist der von mir erbrachte Nachweis, daß bei

verschiedenen Reptilien die gerade nach unten gelegene Stelle des Ciliarringes durch verschiedene bisher nicht bekannte morphologische Eigentümlichkeiten ausgezeichnet ist.

b) Saurier.

Die Saurier haben mit den Schildkröten die Starrheit der vorderen Scleralpartien gemeinsam, die hier im allgemeinen durch eine Reihe von Knochenplatten bedingt ist, welche schon dicht hinter der Hornhaut beginnen. Dementsprechend findet man bei Reizung meist kaum nennenswerte oder überhaupt keine nachweisbaren Veränderungen der Form der vorderen Augenabschnitte, zum Unterschiede von den Schlangen (s. unten), wo solche bei sämtlichen von uns untersuchten Arten deutlich waren. Das Vorrücken der Linsenvorderfläche bei der Akkommodation ist bei allen Echtenarten verhältnismäßig unbedeutend.

Der Ciliarkörper aller von mir untersuchten Saurier zeichnet sich durch vollständiges oder fast vollständiges Fehlen der Ciliarfortsätze aus; er reicht als fast gleichmäßig ebene Membran bis dicht an den Linsenrand; bei manchen Arten sieht man vor diesem, nahe der Linsenvorderfläche, kleine Spuren von flachen radiären Erhebungen.

Bei Reizung rückt der ganze Ciliarkörper nach vorn und gegen die Augenachse vor; diese Verschiebung ist an äquatorial halbierten Augen auch nahe der Gegend des Äquators noch zu sehen, nicht selten treten hier bei der Kontraktion zirkuläre Falten auf und der freie Scleralrand wird nach innen umbogen.

Von besonderem Interesse ist wieder die Beobachtung der von der vorderen Linsenfläche entworfenen Linsenbildchen von rückwärts. Die Versuche, die ich gleichfalls noch stundenlang nach der Enukleation mit stets gleichem Ergebnisse wiederholen konnte, zeigen eindringlich, daß auch hier wieder die in Akkommodationsruhe angenähert sphärisch gewölbte oder leicht abgeflachte vordere Linsenfläche bei Kontraktion der Binnenmuskulatur eine wesentlich von der Ruheform abweichende Gestalt erhält, indem durch Druck auf die peripheren Teile der Linsenvorderfläche deren mittlere Partien eine starke Wölbungsvermehrung erfahren. Daß auch hier, ebenso wie bei der Schildkröte, der Glaskörperdruck keine wesentliche Rolle spielen kann, zeigt das Auftreten des geschilderten Phänomens in Augen, bei welchen die ganze hintere Hälfte entfernt und der Glaskörper vollständig abgeflossen ist:

c) Schlangen.

Der Darstellung des Akkommodationsvorganges im *Schlangenaugen* seien einige neue Befunde über die hier von mir erhobenen makroskopisch, anatomischen Verhältnisse vorausgeschickt, die für das Verständnis der fraglichen Vorgänge von Wichtigkeit sind.

Der vordere Scleralabschnitt ist bei allen von uns untersuchten Schlangen außerordentlich weich; er unterscheidet sich dadurch wesentlich von jenem der Saurier und ähnelt einigermaßen dem beim Alligator. Bei sämtlichen Nattern waren am uneröffneten, eben enucleierten Auge in der Sclera zwei kleine faltenartige Furchen sichtbar, die dicht hinter der Corneoscleralgrenze beginnen und meridional bis nahe zum Äquator des Auges verlaufen; sie haben eine konstante Lage, die eine ist ziemlich genau nach hinten, die andere nach unten vorn gerichtet.

Bei Reizung frisch enucleierter uneröffneter Augen mit den schwächsten Strömen, die eben Verengerung der Pupille hervorrufen, werden die Scleralpartien in der Umgebung jener beiden Furchen beträchtlich gegen das Augeninnere eingezogen, so daß sie sich deutlich vertiefen, was im Hinblick auf HEINES unzutreffende Darstellung des Akkommodationsvorganges im Schlangenaugen hervorzuheben ist. Diese physiologische akkommodative Einschnürung der Sclera ist hier so beträchtlich, daß sie das Vorhandensein jener präformierten Scleralfurchen nötig macht. Bei Reizung werden gerade die an letztere angrenzenden, also besonders die nach hinten und die nach vorn unten gelegenen Scleralteile beträchtlich, die übrigen stets weniger oder überhaupt nicht nachweislich eingezogen, ja letztere erfahren nicht selten eine deutliche, wenn auch geringe Ausbuchtung nach außen.

Eine weitere Folge dieser auffälligen akkommodativen Deformierung des Auges ist ein bei genügender Vergrößerung am Schlangenaugen nicht selten nachzuweisendes akkommodatives Vorrücken der gesamten Hornhaut nach vorn, so daß die Augenachse während der Akkommodation eine Spur verlängert wird.

Die Linse rückt bei der Reizung nach vorn, so daß ihr Abstand vom Hornhautscheitel sich auf ca. $\frac{2}{3}$ bis höchstens die Hälfte des Ruheabstandes verringert. Die Beobachtungen, bei welchen man diese Abstände bestimmt, müssen selbstverständlich an unter Wasser befindlichen Augen angestellt werden.

Über einen Versuch, die durch Ortsveränderung der Linse bedingten Refraktionsänderungen im Schlangenaugen zu berechnen, habe ich an anderer Stelle (1909) eingehend berichtet. Hier genüge die Angabe, daß bei Annahme gewisser, nach meinen Bestimmungen in Betracht kommender Werte für Radius der Hornhaut und Dicke und Radien der Linse durch Vorrücken der letzteren um den Betrag von 0,25 mm (der etwa dem größten wirklich in Betracht kommenden entsprechen dürfte) bei unveränderter Wölbung die von BEER tatsächlich gefundenen Refraktionsdifferenzen zwischen ruhendem und gereiztem Schlangenaugen erklärt werden können. Auch ergibt meine Berechnung für das Vorrücken des Hornhautscheitels um nur 0,1 mm schon eine Refraktionserhöhung des Auges um mehrere

Dioptrien. Natürlich ist aus solchen Berechnungen nur zu schließen, daß die Akkommodation im Schlangenaug durch Linsenverschiebungen ohne Krümmungsänderungen zustande kommen *kann*, nicht aber, daß sie zustande kommen *muß*.

Da die Berechnung mir weiter ergab, daß eine sehr geringe Zunahme der Krümmung der Linsenvorderfläche des Schlangenauges schon eine sehr beträchtliche Zunahme der Brechkraft der Linse zur Folge hat, und da wir ferner bei einigen Schlangenarten, bei welchen bisher akkommodative Verkleinerung der vorderen Linsenbildchen vermißt wurde, eine solche nachweisen konnten, hat die Vermutung wohl am meisten für sich, daß der Akkommodationsvorgang bei der Mehrzahl der Schlangen nur dem Grade, nicht der Art nach von jenem verschieden ist, den wir für die übrigen Reptilien und unter den Schlangen selbst für die Würfelnatter zum ersten Male nachweisen konnten.

4. Vögel.

Ein äquatorial eröffnetes Taubenaug zeigt bei Betrachtung von rückwärts in starkem auffallendem Lichte das in Abb. 84 wiedergegebene Bild: 104 bis 108 Ciliarfortsätze sind auffallend ungleichmäßig um die Linse derart angeordnet,



Abb. 84. Äquatorial eröffnetes Taubenaug, von rückwärts gesehen.

daß die nach oben und hinten oben gelegenen stärker entwickelt und um etwa die Hälfte länger erscheinen als die der unteren Linsenpartie zugehörigen; die kleinsten und kürzesten Fortsätze finden sich etwas nach vorn von der Gegend des Pecten. Dicht vor dem Äquator der Linse sitzen die Ciliarfortsätze mit verbreiteter Kuppe dem Ringwulste der Linsenvorderfläche auf, so daß hier über 100 kleine braune Stempelchen auf die Linse zu drücken scheinen. Wiederum sind die der hinteren oberen Hälfte zugehörigen Stempelchen wesentlich länger und stärker entwickelt und reichen auf der Linsenvorderfläche weiter vor als jene

der vorderen unteren. Diese Ungleichmäßigkeit findet sich bei Nachtvögeln im wesentlichen in ähnlicher oder gleicher Weise wie bei Tagvögeln.

Ein entsprechendes Verhalten zeigt die Pupille insofern, als sie in der Regel nicht in der Mitte des Irisringes, sondern nach vorn unten von ihr gelegen ist, so daß auch die Irisfläche oben und hinten oben nicht unbeträchtlich breiter erscheint als unten und von vorn unten.

Bei Reizung des eben enucleierten und äquatorial halbierten Tagvogel- auges sieht man bei Betrachtung der vorderen Hälfte von rückwärts sämtliche Stempelchen in der Richtung nach der Augenachse hin vorrücken, in der Regel die oberen deutlicher als die unteren.

Den schönsten und eindringlichsten Beweis für die akkommodative Formveränderung der vorderen Linsenfläche erbringt wieder die Beobachtung der

vorderen Linsenbildchen von rückwärts mit der oben beschriebenen Methode: Im ruhenden Auge erscheinen die vorderen Linsenbildchen, in der angegebenen Weise untersucht, an dem circumpolaren und den mehr peripheren Partien der vorderen Fläche angenähert gleich groß, d. h. es erscheint hier ein großer Teil der vorderen Linsenfläche angenähert sphärisch, erst in der Nähe des Äquators etwas abgeflacht.

Hält man eine angenähert punktförmige Lichtquelle so, daß ihr vorderes Linsenbild in der Umgebung des vorderen Poles gesehen wird, und reizt nun, so wird dieses, ohne seine Form wesentlich zu ändern, beträchtlich kleiner und rückt nach vorn (hornhautwärts). Hält man die Lichtquelle so, daß ihr Bild an mehr äquatorialen Teilen der Linsenvorderfläche entsteht, etwa in der Nähe der Gegend, wo die Ciliarfortsätze dieser aufsitzen, so zeigt das vordere Linsenbildchen schon bei Akkommodationsruhe diesen Fortsätzen entsprechend kleine Unregelmäßigkeiten, die erkennen lassen, daß jene bereits im Ruhezustande leichte Unebenheiten an der Linsenoberfläche hervorrufen können; bei Reizung ändern sich die durch diese Unebenheiten hervorgerufenen Reflexe in unregelmäßiger Weise.

Wird aber die Lichtquelle so gehalten, daß das vordere Linsenbild ungefähr in der Mitte zwischen Äquator und vorderem Pole der ruhenden Linse erscheint, so sieht man im Augenblicke der Reizung das bis dahin angenähert runde Spiegelbild (nicht selten beträchtlich) größer werden und sich gleichzeitig gegen die Pupillenmitte hin stark in die Länge ziehen. Oft wird dieses langgestreckte Bild in der Mitte seitlich eingeschnürt oder zerfällt in zwei Bilder, von welchen das eine, dem vorderen Pole näher gelegene in der Regel beträchtlich kleiner wird und nach vorn rückt.

Trägt man mit einer feinen Schere, am Pupillarrande beginnend, vom Irisgewebe immer mehr ab, so daß schließlich nur ein schmaler, ca. 1 mm breiter, der Iriswurzel entsprechender Saum übrigbleibt, so zieht sich auch dieser bei Reizung noch immer kräftig zusammen. Ist die Iris so weit abgetragen, so sind die der vorderen Linsenfläche stempelartig aufsitzenden Ciliarfortsätze schön zu sehen, und es ist bei jeder Reizung wahrzunehmen, wie sie, offenbar von dem sich retrahierenden Irisreste gedrückt, sich nach vorn und einwärts schieben und auf die Linsenvorderfläche drücken. Die akkommodativen Änderungen der von der Linsenvorderfläche entworfenen Spiegelbildchen sind zwar noch deutlich, aber viel geringer als im normalen Auge. Ist die Iris vollends bis zu ihrer Wurzel entfernt, so sieht man bei Reizung wohl noch ein deutliches, wenn auch nur mehr wenig ausgiebiges Vorrücken der Ciliarfortsätze, aber keine nennenswerten Änderungen der Linsenbildchen mehr.

Diese Versuche zeigen, daß 1. die in der Iriswurzel vorhandene (schon von KROHN und H. MUELLER beschriebene) Muskulatur auch dann noch sich kräftig zusammenzieht, wenn von der Iris nur ein ca. 1 mm breiter basaler Saum übrig ist, und daß 2. die Zusammenziehung dieser Irismuskulatur von großer Bedeutung für die Wölbungsänderung der Linse ist. Wohl mag bei verschiedenen Arten ihr Einfluß auf letztere verschieden groß sein; daß aber auch schonende Entfernung der Iris die Fähigkeit der Wölbungsänderung der Linsenvorderfläche in hohem Maße beeinträchtigt, ist nach unseren Befunden nicht mehr zu bezweifeln.

Durch diese neuen Beobachtungen ist der Nachweis erbracht, daß während der Kontraktion der Binnenmuskeln des Vogelauges die hier in Rede stehenden Teile einen vermehrten Druck auf die Peripherie der Linsenvorderfläche ausüben, der groß genug ist, um eine flach rinnenförmige Vertiefung derselben hervorrufen und so die circumpolaren Linsenpartien stärker vorzuwölben. *Die Linsenvorderfläche des Vogels ist in der Ruhe mehr oder weniger gleichmäßig gewölbt und entfernt sich während der Akkommodation beträchtlich von dieser Ruheform.*

Löst man an einem äquatorial halbierten Taubenaugenetzhaut und Aderhaut vorsichtig von den äquatorialen Scleralpartien nach vorn ab, so trifft man

ca. $2\frac{1}{2}$ bis $3\frac{1}{2}$ mm vom Linsenrande entfernt auf einen schmalen, zu diesem ungefähr konzentrischen, oft bräunlich gefärbten Ring in der Sclera, von dem ein (schon von BRÜCKE¹ beschriebenes) ca. 1 mm breites, aus feinsten glänzenden, sehr elastischen Fäserchen gebildetes Band entspringt, das nach der Linse zu, ungefähr 1 bis $1\frac{1}{2}$ mm vor deren Äquator, sich von außen an die mittleren Ciliarkörperpartien anheftet bzw. ganz in diesen aufgeht. Bei Reizung verbreitert sich dieses Band um ca. $\frac{1}{3}$ oder noch etwas mehr in der Weise, daß der sclerale Ursprung unbewegt an seinem Orte bleibt, die ciliare Insertionsstelle aber linsenvärts vorgezogen wird. Nach Schluß der Reizung zieht sich das Band, das wir als „ciliare elastisches Ringband“ bezeichnen wollen, vermöge seiner großen Elastizität wieder rasch zu seiner ursprünglichen Breite zusammen.

Dieses auch auf den gewöhnlichen Schnittpräparaten leicht nachweisbare Band hat also einmal die Aufgabe, den bei der Akkommodation nach vorn verlagerten Ciliarkörper wieder in die Ruhelage zurückzuziehen, dann aber die, ein zu starkes Vorwärtsziehen der mittleren und hinteren Aderhautabschnitte bei der Akkommodation zu hindern. Der Muskel, der den Ciliarkörper nach vorn zieht, wird also durch dieses Band gewissermaßen daran gehindert, als „Tensor chorioideae“ zu wirken. Daher dürfte die von mir vorgeschlagene Bezeichnung „Protractor corporis ciliaris“ die funktionelle Bedeutung dieses Muskels richtiger wiedergeben als jener gebräuchliche Name.

Übt man bei Ablösen der Aderhaut eines frisch enucleierten, äquatorial eröffneten Auges in der oben angegebenen Weise einen etwas stärkeren Zug an der Aderhaut aus, so reißt das ciliare Ringband ein, und es gelingt erst jetzt, den ganzen vorderen Abschnitt der Aderhaut nebst Iris und Linse aus den Augenhüllen zu entfernen, so daß anscheinend allein die derbe, zum Teile knöcherne, weißliche Sclerakapsel nebst Hornhaut zurückbleibt. Legt man aber diese auf die Elektroden und reizt, so wird man überrascht durch lebhaft und ausgiebig Bewegungen an der Corneoscleralgrenze, die beträchtlich gegen das Augeninnere verschoben wird. Es bleibt also bei solcher Präparation der CRAMPTONSche Muskel an der Sclera zurück, und seine Wirkung auf die Hüllen des Auges läßt sich wohl nicht schöner und eindringlicher vorführen als durch diesen Versuch. Da wir die elektrische Reizung an einem Taubenaugen noch 4 Stunden (!) nach der Eneucleation mit Erfolg vornehmen konnten, dürfte das so bequem zu beschaffende Objekt auch für die Muskelphysiologie von Interesse sein.

Besonders schöne, ja überraschende Bilder erhält man bei Vögeln mit sehr großer Akkommodationsbreite; aus Untersuchungen, die ich (1910) anstellte, um zu ermitteln, ob und in welcher Weise das Auge der *Tauchervogel* den Anforderungen des deutlichen Sehens in Luft und unter Wasser angepaßt sei, ergab sich, daß dies durch Entwicklung eines enormen Akkommodationsvermögens geschehen ist. Beim *Kormoran* (*Phalacrocorax carbo*) fand ich eine Art Akkommodationsbreite von 40–50 Dioptrien oder etwas mehr; wie groß dieser Wert ist, zeigt ein Vergleich mit den Akkommodationsbreiten anderer Vögel und einiger Säuger: bei Nachtvögeln beträgt sie nach unseren früheren Bestimmungen nur etwa 2–3, höchstens 4 Dioptrien, bei Hühnern und Tauben 8–10 Dioptrien oder etwas mehr, beim Menschen selbst im jugendlichen Alter nicht mehr als etwa 14–16 Dioptrien. Vermöge seiner gewaltigen akkommodativen Linseveränderungen kann der in Luft emmetropische Kormoran auch unter Wasser, wo er infolge der Ausschaltung der Hornhautbrechung um zirka 30 Dioptrien hypermetropisch ist, doch Gegenstände noch deutlich sehen, die nur 5–10 cm von ihm entfernt sind.

¹ BRÜCKE: Über den Musculus Cramptonianus und den Spannmuskel der Chorioidea. Müllers Arch. Anat. u. Physiol. 1846.

Die weitere Untersuchung des Kormoranauges ergab diesem enormen Betrage der akkommodativen Brechkrafterhöhung entsprechend hochgradige Änderungen an Linse und Ciliarkörper. Die Iris des Kormoranauges ist von leuchtender, fast rein grüner Farbe. Die Pupille zeigt, wenn man den Kopf fixiert, fast ununterbrochen ein lebhaftes Spiel von Erweiterung und Verengung auch bei konstant bleibender Belichtung. Reizt man das Auge des lebenden Tieres nach Entfernen der Nickhaut und Anlegen passender Elektroden in der Nähe der Corneoscleralgrenze mit mäßig starken Strömen, so wird im ersten Augenblicke die Pupille enger, im nächsten Moment erweitert sie sich nicht unbeträchtlich,

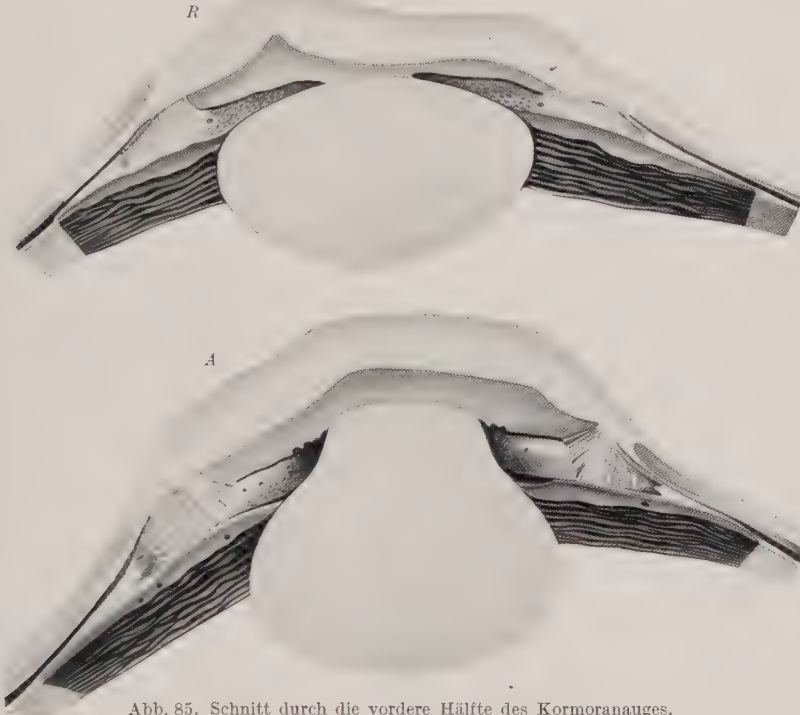


Abb. 85. Schnitt durch die vordere Hälfte des Kormoranauges.
R Ruhe. A Akkommodation.

und gleichzeitig sieht man schon ohne besondere Hilfsmittel die Linse im Pupillargebiet unter starker Krümmungszunahme sich beträchtlich nach vorn wölben, während an der Iris nahe dem Pupillarrande ziemlich tiefe, regelmäßig konzentrische Falten sichtbar werden.

Bei der Akkommodation rückt das ganze Irisgewebe so weit gegen die Augenachse vor, daß an der Peripherie ein den Übergangsteilen zum Ciliarkörper entsprechender weißer Saum sichtbar wird, der bei Lupenvergrößerung aus feinsten radiären, grauen, jetzt straff gespannten Fäserchen gebildet erscheint. Diese Veränderungen lassen erkennen, wie beträchtlich hier auch der ciliare Rand der Iris bei der Akkommodation gegen die Augenachse hin verlagert wird (vgl. Abb. 85), während er im menschlichen Auge selbst bei maximaler Akkommodation seinen Ort nicht ändert: für das Verständnis des Akkommodationsvorganges sind diese Befunde von großer Bedeutung.

Was die Linse anbelangt, so fällt vor allem die erstaunliche Gestaltsveränderung der Vorderfläche bei elektrischer Reizung auf: das vordere Linsen-

bildchen schießt durch die Pupille nach vorn und wird viel kleiner, bei Aufhören der Reizung eilt es unter Größenzunahme wieder auf seine alte Stelle zurück. An dem hinteren Linsenbildchen konnte ich keine deutliche Verkleinerung wahrnehmen; die gesamte hintere Linsenfläche rückt an den eröffneten Augen bei Reizung etwas nach hinten, der äquatoriale Durchmesser der Linse wird dabei deutlich, aber nicht viel kleiner. Bei Betrachtung des eröffneten Bulbus von rückwärts sieht man durch die Linse hindurch, daß bei Reizung die der Pupille zunächst gelegenen Tristeile nicht mehr wie im ruhenden Auge eine zur Achse angenähert senkrechte Ebene, vielmehr einen nach vorn (hornhautwärts) offenen Trichter bilden. Auch die oben eingehend geschilderten akkommodativen Änderungen, Verdoppelungen usw. der vorderen Linsenbildchen sind im Kormoranauge besonders ausgiebig. Die Linse ist ungemein weich, leises Berühren, etwa mit einem Stecknadelkopfe, genügt, um ihre Form stark zu ändern; sie ist weicher als bei allen von mir bisher untersuchten Vögeln, und nur bei Schildkröten habe ich eine ähnlich weiche Linse gefunden.

Die bei elektrischer Reizung auftretenden Änderungen an Linse und Ciliarkörper sind noch $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Enucleation leicht hervorzurufen. Ein gleiches Bild zeigt sich einige Minuten nach Aufträufeln eines Tropfen 1proz. Nicotinlösung auf das lebende oder das überlebende äquatorial halbierte Auge; auch hier wird die Pupille zunächst sehr eng, bald darauf etwas weiter als im ruhenden Auge.

Die Anpassung des Akkommodationsapparates an die gesteigerten Anforderungen beim Tauchen ist im Kormoranauge erfolgt 1. dadurch, daß die Linse wesentlich weicher ist als bei den bisher untersuchten Vögeln. Diese interessante Tatsache steht im Einklang mit den früher von uns an zahlreichen Tieren erhobenen Befunden, nach welchen auch bei anderen Tierarten und -klassen die Linse im allgemeinen um so weicher gefunden wird, je größer das Akkommodationsbedürfnis des Tieres ist; 2. durch besonders starke Entwicklung der Binnenmuskeln des Auges, welche die Gestaltsveränderungen der Linse (direkt oder indirekt) herbeizuführen haben, hier insbesondere des Muskels in der Nähe der Iriswurzel. Die Wirkung dieses letzteren als Compressor lentis tritt am überlebenden wie am fixierten Kormoranauge eindringlich zutage; 3. durch besonders große Verschieblichkeit jener circumlentalen Gewebsteile, durch deren Annäherung an Linse und Iriswurzel die zur Akkommodation erforderliche Verschiebung der Iris erst möglich wird. Die einschlägigen Verhältnisse sind aus der Abb. 85 leicht ersichtlich.

Die Wölbungsvermehrung der Sauropsidenlinse erfolgt hauptsächlich durch Druck der Ringmuskulatur der Iriswurzel und der dahinter gelegenen Ciliarfortsätze auf die Peripherie der Linsenvorderfläche. Elastische Elemente, die wir in den circumlentalen Ciliarteilen reichlich nachweisen konnten, wirken unterstützend, genügen aber allein, wie es scheint, noch nicht zur Herbeiführung nennenswerter Wölbungsvermehrungen. Damit dieser Druck möglich werde, müssen die Ciliarfortsätze eine Verlagerung nach innen, gegen die Augenachse hin, erfahren können; dies wird durch die Kontraktion der beiden anderen intraokularen Muskeln erreicht. Der CRAMPTONSche Muskel hat die Aufgabe, die Corneoscleralgrenze und die von ihr ausgehenden, zum Ciliarkörper ziehenden Befestigungsfasern des letzteren der Iriswurzel und dem Linsenrande zu nähern und so erst eine wirksame Iriskontraktion zu ermöglichen. Der Protractor corporis ciliaris (s. oben) dehnt das oben besprochene elastische ciliare Ringband und verschiebt den Ciliarkörper in der Richtung nach vorn und gegen die Augenachse; er wirkt somit im wesentlichen in ähnlichem Sinne auf die circumlentalen Partien des Ciliarkörpers wie der CRAMPTONSche Muskel, ohne ihn würden die

elastischen Kräfte des Ciliarkörpers und die Kontraktion der Irismuskulatur nicht den gleichen Druck auf die Linse zur Folge haben können.

Der Glaskörperdruck kann nicht von ausschlaggebender Bedeutung für das Eintreten der akkommodativen Wölbungsvermehrung der Linse sein, denn diese erfolgt auch in äquatorial eröffneten, ja auch in solchen Augen, bei welchen der Glaskörper und die ganze hintere Bulbushälfte vollständig fehlt. *Der Akkommodationsvorgang im Sauropsidenauge ist somit ein durchaus anderer, als bis heute allgemein angenommen wurde.* Auch von jenem im Menschaugen ist er im Prinzip grundverschieden, ja in einem Hauptpunkte ihm gerade entgegengesetzt: *Während der Akkommodation steht bei Reptilien und Vögeln die Linse unter erhöhtem Druck und entfernt sich dadurch von ihrer weniger gewölbten Ruheform, beim Menschen steht sie während der Akkommodation unter vermindertem Drucke und nähert sich dadurch ihrer stärker gewölbten Ruheform.* Der Mechanismus, den wir im Affen- und Menschaugen finden, ist also nicht, wie man bisher allgemein annahm, ein altes Erbteil in der Wirbeltierreihe, vielmehr ein verhältnismäßig junger Erwerb, dem wir zum ersten Male im Säugerauge begegnen.

Vom allgemein physiologischen Standpunkte erscheint die Tatsache interessant, daß ähnlich wie bei Säugern und Reptilien auch bei Vögeln die Fähigkeit der Gestaltsveränderung der Linse je nach der Lebensweise der Tierart sehr verschieden entwickelt und dieser aufs feinste angepaßt ist. Wir dürfen künftig nicht mehr, wie es bisher allgemein geschah, von der großen Akkommodationsbreite der Vögel schlechtweg sprechen. Aus dem Umstande, daß einige körnerpickende Tagvögel eine beträchtliche Akkommodationsbreite haben, schloß man fälschlich ohne weiteres auf ein gleiches Verhalten bei allen Vögeln. Die skiaskopische Untersuchung bei einer Reihe von Nachtvögeln zeigte, daß sie eine verhältnismäßig geringe Akkommodationsbreite, 2 — 4 Dioptrien, hatten. Die Nachtraubvögel, die ein sehr gut ausgebildetes Ohr haben, hören die Beute und erfassen sie mit dem Fuß. Dadurch wird die geringe Akkommodationsbreite verständlich gemacht.

Andererseits wissen wir aus den im ersten Abschnitt mitgeteilten Beobachtungen, daß viele Nachtvögel bei Tage ausgezeichnet scharfes Sehvermögen besitzen; und so lehren unsere Versuche auch, zu wie beträchtlichen Irrtümern es führen kann, wenn man, wie dies noch in der letzten Zeit geschehen ist, aus der Akkommodationsfähigkeit eines Auges Schlüsse auf dessen *Sehfähigkeit* zieht; denn gerade die Nachtvögel zeigen uns, daß ein vortreffliches Sehvermögen durchaus nicht eine große Akkommodationsbreite bedingt, und daß also eine geringe Akkommodationsbreite auch nicht auf relativ geringe Sehschärfe zu schließen gestattet.

Über die *Härte der Linse* bei verschiedenen Tierarten lagen bisher keine Untersuchungen vor; man hatte, wie es scheint, angenommen, daß dieser Härte für eine Tierklasse eine bestimmte Durchschnittsgröße zukomme; so sagt RABL in seinem bekannten Linsenwerke, daß „die Linsen der Vögel noch weicher sind“ als die der Reptilien. In so allgemeiner Fassung entspricht dies nicht den Tatsachen: Aus unseren Untersuchungen geht hervor, daß nicht die *Tierklasse*, sondern in erster Linie die *Akkommodationsgröße* jeder einzelnen Art für die mehr oder weniger große Weichheit ihrer Linse bestimmend ist, so daß in einer und derselben Klasse sehr verschieden weiche Linsen gefunden werden können. Die Akkommodationsgröße eines Tieres wird wesentlich bestimmt durch seine Bedürfnisse und Lebensgewohnheiten, und so lehren unsere Versuche die morphologisch wie physiologisch interessante Tatsache, daß die *Lebensweise* einer Tierart sich auch in der mehr oder weniger großen *Härte der weder durch Gefäße noch durch Nerven mit dem übrigen Körper in Verbindung stehenden Linse* bis zu einem gewissen Grade spiegelt.

Ringwulst. Auch die Frage nach der *Bedeutung des Ringwulstes* bringen unsere Untersuchungen der Lösung näher durch den Nachweis, daß der Ringwulst in der Tierreihe nur da auftritt, wo ein akkommodativer Druck auf die Linse und dadurch bedingte Wölbungsänderung derselben nachweisbar ist. Es ist danach wohl nicht zu bezweifeln, daß der auf das Sauropsidenauge beschränkte Ringwulst die Aufgabe hat, den von der Binnenmuskulatur des Auges auf die Linsenvorderfläche ausgeübten Druck in zweckmäßiger Form auf die Linsenmasse selbst zu übertragen. Im Hinblick auf unsere Ergebnisse ist von Interesse, daß schon H. MUELLER auf Grund anatomischer Betrachtung meinte, es wäre „vielleicht daran zu denken, ob nicht die Kompression der Linse von seiten des Ciliarkörpers dadurch besonders für die Mitte der Linse wirksamer wird, daß sie am Rande zunächst jenen Ring trifft, dessen Fasern mit ihrer Achse in der Richtung des ausgeübten Druckes stehen, oder ob etwa die Elastizität der Linse durch jene Anordnung eine vollkommeneren wird“.

RABL¹ hat auf einen interessanten Zusammenhang zwischen Ringwulstgröße und Fluggeschwindigkeit bei den Vögeln aufmerksam gemacht; den größten Ringwulst haben die schnellfliegenden Schwalben, den kleinsten Gänse und Enten. Im großen und ganzen scheinen, soweit sich dies bisher übersehen läßt, auch Beziehungen zwischen Akkommodationsbreite und Ringwulstgröße zu bestehen: so ist dieser bei den Nachtvögeln, deren Akkommodationsbreite wir so gering gefunden haben, beträchtlich kleiner als bei Hühnern. Aber die Akkommodationsbreite wird wohl kaum *allein* für die Ringwulstgröße bestimmt sein, denn wir finden z. B. bei der Teichschildkröte (nach RABL) einen verhältnismäßig kleineren Ringwulst als bei den von uns untersuchten Sauriern, während die Akkommodationsbreite bei letzteren wohl nicht unbeträchtlich kleiner ist als bei ersteren.*

Pecten. Endlich sei noch des *Pecten* gedacht, jenes merkwürdigen Gebildes, dem wir in zahlreichen Sauropsidenaugen in sehr verschieden starker Ausbildung begegnen. Am stärksten ist er bei Vögeln entwickelt, wo er vom Sehnerven bzw. einer nach unten gerichteten Stelle der Bulbushüllen aus verschieden weit in den Glaskörper ragend gefunden wird; besonders fällt sein großer Gefäßreichtum und seine starke Pigmentierung auf. Eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung ist bei den meisten Arten dadurch erreicht, daß das ganze Gebilde „Wellblechform“ zeigt; beim Strauß stellt es sich als ebene Platte dar, die reich mit Querplatten besetzt ist (SÖMMERING, FRANZ²). Bei den Reptilien ist das Pecten im allgemeinen relativ weniger stark ausgebildet, vielfach, z. B. bei manchen Echsen, stellt er nur einen schwarzen, konischen Zapfen dar, der vom Sehnervenkopfe mehr oder weniger weit in den Glaskörper ragt; bei anderen Reptilien, z. B. den Schildkröten, fehlt er vollständig.

In ausgezeichneten Untersuchungen wiesen ABELSDORFF und WESSELY³ nach, daß der große Gefäßreichtum des Pecten jedenfalls im wesentlichen mit seiner Bedeutung für die Ernährung des Glaskörpers zusammenhängt; dies kommt unter anderem darin zum Ausdruck, daß nach Ausreißen der Ciliarfortsätze das Pecten enorm hypertrophiert; doch kann er nicht die einzige Quelle des Glaskörpers sein, ja, es mag der Aderhaut sogar die bedeutendere Rolle bei der Bildung des Glaskörpers zukommen, denn die beiden Autoren konnten durch Exstirpation des Pecten dessen relative Entbehrlichkeit nachweisen. Ob

¹ RABL: Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Z. wiss. Zool. **67** (1900).

² FRANZ: Das Pecten, der Fächer im Auge der Vögel. Biol. Zbl. **28** (1908).

³ ABELSDORFF u. WESSELY: Vergleichend-physiologische Untersuchungen über die Flüssigkeitswechsel des Auges in der Wirbeltierreihe. Arch. Augenheilk. **64**, Erg.-H., 65 (1909).

ihm neben dieser nutritiven auch eine optische Funktion zukommt, ist noch unentschieden.

Die Verbindung zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitte zeigt in der Wirbeltierreihe höchst interessante Verhältnisse, von welchen die wichtigsten in Kürze erwähnt seien.

Bei den *Fischen* ist diese Verbindung sehr ausgiebig, indem die Linse ja vielfach nicht einmal das ganze Pupillargebiet einnimmt, vielmehr in dessen nasalem Abschnitte einen „aphakischen Raum“ freiläßt¹. Bei den *Amphibien* war schon nach dem von mir nachgewiesenen Akkommodationsmechanismus wie auch nach den ganzen anatomischen Verhältnissen eine solche offene Verbindung gleichfalls anzunehmen; die nach hinten vorragenden polsterartigen Knöpfchen auf der Irishinterfläche erleichtern offenbar die Erhaltung derselben. Auch bei den meisten bisher untersuchten *Säugetaugen* besteht wohl eine offene Verbindung zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitte, für das Menschenauge konnte ich eine solche dartun durch den Nachweis, daß bei starkem Akkommodieren die Linse der Schwere nach heruntersinkt und bei Augenbewegungen schlottert, was einen stets gleich großen Druck in beiden Abschnitten zur Voraussetzung hat². Auch zahlreiche physiologische Experimente über die Verteilung injizierter Flüssigkeiten zeigen das Vorhandensein einer solchen offenen Verbindung durch die Spalträume zwischen Ciliarfortsätzen bzw. Iris und Linse im Säugetauge an.

Das *Sauropsidenauge* unterscheidet sich von dem der übrigen Wirbeltierklassen dadurch, daß bei ihm der Ciliarring mit der Linse innig verbunden ist und außerdem bei der Akkommodation die Iris fest an die peripheren Teile der Linsenvorderfläche gepreßt wird. Es schien mir danach wünschenswert, zu untersuchen, ob auch hier eine Verbindung zwischen Vorderkammer- und Glaskörperraum besteht, wie sie bei allen anderen Wirbeltierklassen leicht nachweisbar ist. Durch das akkommodative Vorrücken der Linsenvorderfläche muß, wenigstens bei den stark akkommodierenden Tagvögeln, eine merkliche Volumsverkleinerung des Vorderkammeraumes erfolgen; es war von Interesse, nach etwaigen Einrichtungen zum Ausgleich dieser Volumschwankungen zu suchen. Zu dem Zwecke spritzte ich (1912) kleine Mengen Fluorescein in die Vorderkammer von Tagvögeln und fand bei allen, daß dieses an der gerade nach unten gerichteten, dem Pecten gegenüberliegenden Stelle des Ciliarringes, etwa in der Mitte seiner Breite, nach hinten austritt. Der Versuch gelingt ebensowohl bei Einspritzen ins uneröffnete frisch enucleierte Auge als auch dann, wenn man dieses zuerst äquatorial halbiert und danach Fluorescein in die vordere Kammer bringt. Die genaue Betrachtung der betreffenden Stelle des Ciliarringes läßt bei allen Tagvögeln kleine Unregelmäßigkeiten in der Anordnung der Ciliarfalten erkennen, die bei verschiedenen Arten verschieden, oft nur unbedeutend sind, aber niemals fehlen. Ich habe an anderer Stelle die wichtigsten hierhergehörigen anatomischen Tatsachen geschildert.

Daß eine so wichtige Bildung bisher übersehen werden konnte, liegt wohl zum größten Teile an den seit EXNER³ und BEER⁴ allgemein herrschenden irrigen Anschauungen über den Akkommodationsvorgang im Sauropsidenauge.

¹ Bei der Mehrzahl der Teleostee zeigt sich die eigentümliche Erscheinung, daß die Iris die Linse nicht, wie sonst in der Wirbeltierreihe, vollständig deckt, vielmehr vielfach in einem sich vorwiegend nach vorn (= nasalwärts) erstreckenden Fortsatze der Pupille der vordere Linsenrand und ein nach vorn von ihm gelegener mehr oder weniger großer „aphakischer“ (linsenloser) Raum sichtbar wird.

² Vgl. dieses Handbuch ds. Bd. S. 146.

³ EXNER: Über die Funktion des Musculus Cramptonianus. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. **85**, 3 (1882).

⁴ BEER: Studien über die Akkommodation des Vogelauges. Pflügers Arch. **53** (1892).

5. Wirbellose.

a) Cephalopoden.

Der vordere Abschnitt des Cephalopodenauges, von rückwärts betrachtet, zeigt am gehärteten Präparate das folgende Bild: In der Mitte sieht man die runde, harte und einer hier in Betracht kommenden Gestaltsveränderung nicht fähige Linse, die im frischen Zustande für unsere Zwecke genügend genau als angenähert kugelig bezeichnet werden kann. An den etwa dem Äquator der Linse entsprechenden Stellen ist mit ihr ein bandförmiges Gebilde von überall angenähert gleicher Breite fest verbunden, das regelmäßige radiäre Streifung zeigt; wir wollen es kurz als *ciliaren Ring* bezeichnen. Peripherwärts von ihm treffen wir bei allen Cephalopoden auf einen zweiten, zu dem ersten im großen und ganzen angenähert konzentrischen Ring, der aber zum Unterschiede von

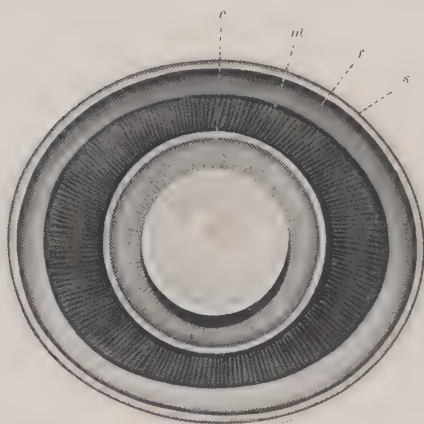


Abb. 86. Vorderer Abschnitt eines Octopusauges, von rückwärts gesehen. *c* Ciliaring, *m* Muskelring, *r* Retina, *s* Sclera.

jenem nicht überall gleiche Breite hat. Er ist durch wesentlich dunkler braune, bei Sepien fast schwarze Farbe ausgezeichnet und sowohl ciliarwärts wie netzhautwärts scharf begrenzt. Oben und unten ist er am schmalsten, vorn und hinten meist um mehr als die Hälfte breiter; wir bezeichnen ihn im folgenden kurz als *Muskelring*. Abb. 86 zeigt die einschlägigen Verhältnisse auf dem Schnitte.

Wird eine solche vordere Augenhälfte frisch mit faradischen Strömen gereizt, so sieht man Veränderungen ausschließlich entsprechend dem Muskelringe auftreten. Damit soll nicht gesagt sein, daß der Muskel streng auf diesen Bezirk beschränkt sein müsse, wenn mir dies auch wahrscheinlich ist; es ist aber nicht ausgeschlossen, daß contractile

Elemente auch noch eine kleine Strecke weit über die dem dunklen Pigmente entsprechenden Gewebspartien hinausreichen; für unsere nächsten Aufgaben ist dies unwesentlich.

Der *Muskelring* wird bei Reizung beträchtlich schmaler, im allgemeinen um so schmaler, je stärker der Strom ist: an der pigmentierten Oberfläche treten zahlreiche tiefe, konzentrische Falten auf. Die Abnahme der Breite des ruhenden Ringes bei Reizung ist gerade nach vorn und gerade nach hinten am stärksten. Bei einem *Octopus* konnten durch Kontraktion des Ciliarmuskels der vorderste und der hinterste Punkt des Muskelringes einander um ca. 4 mm genähert werden.

Während bei den Wirbeltieren der Ciliarmuskel an der inneren Oberfläche der Augenhüllen liegt und letztere kontinuierlich über ihn wegziehen, bildet bei den Cephalopoden die contractile Masse einen Teil der Augenhüllen selbst.

Beobachtungen über die Akkommodation der Cephalopoden waren bisher nur am enucleierten Auge vorgenommen worden; gibt doch HEINE an, daß nur an solchen Augen die Untersuchung möglich sei. Bei meinen Versuchen (1909) erkannte ich bald die Unmöglichkeit, durch Beobachtungen am enucleierten Auge brauchbare Resultate zu bekommen: infolge der großen Weichheit der Augenhüllen lassen sich, auch wenn das Auge unter Wasser auf Elektroden gelegt wird, so geringe Deformierungen, wie sie hier schon von ausschlaggebender

Bedeutung werden können, nicht genügend sicher vermeiden. Daher entwickelte ich zwei neue Methoden, um die Akkommodation an dem *in seiner normalen Lage* und Umgebung befindlichen, fast oder ganz unberührt gelassenen Auge zu studieren.

Um den ersten Weg gehen zu können, mußte ich zunächst den Ciliarmuskel vom toxikologischen Standpunkte untersuchen, worüber bisher keine Beobachtungen vorlagen. Unter den von mir untersuchten Giften kommt in erster Linie dem Nicotin starke Wirkung auf die Cephalopodeniris zu, deren Dilator durch dasselbe in Krampf versetzt wird, während es auf den Sphincter anscheinend ohne Wirkung ist. Die elektrische Erregbarkeit des einer Reihe von Giften gegenüber anscheinend sehr widerstandsfähigen Sphincter pupillae erlischt bei Einwirkung von Curare verhältnismäßig bald. Entsprechende toxikologische Untersuchungen des *Ciliarmuskels* ergaben folgendes: Atropin und Nicotin (ebenso Muscarin) wirken im Cephalopodenaugen ganz wie im Säuger-auge, zunächst nicht auf den Ciliarmuskel selbst, sondern nur auf seine Nervenendigungen. Wie bei uns wird auch hier durch Atropin die Fähigkeit zu willkürlicher Innervation der Akkommodation aufgehoben, während die direkte Erregbarkeit des Muskels selbst lange erhalten bleibt; ebenso vermag Nicotin bzw. Muscarin Ciliarmuskelkrampf nur dann hervorzurufen, wenn der nervöse Apparat intakt und nicht etwa durch Absterben oder Atropinisieren funktionsunfähig geworden ist. Versuche mit 0.2proz. Curarelösung ergaben mir übereinstimmend, daß in dieser meist schon nach 15 Minuten die Erregbarkeit der Ciliarmuskeln frisch enucleierter Augen für starke elektrische Ströme mehr oder weniger vollständig erloschen war.

Diese neuen Befunde gaben mir die Möglichkeit, im Cephalopodenaugen ganz so wie im Menschaugen den Ciliarmuskel zu lähmen oder in Krampf zu versetzen. Dies war stets möglich, *ohne das Auge zu enucleieren*, vielfach gelang mir die Beobachtung am lebenden Tiere sogar, ohne daß ich den geringsten Eingriff am Auge selbst vornahm.

Meine skiaskopischen Refraktionsbestimmungen an verschiedenen Cephalopodenarten zeigten übereinstimmend, daß die Refraktion des normalen ruhenden Cephalopodenauges niemals Myopie, wie BEER und HEINE angeben, sondern *stets Emmetropie oder mäßige Hypermetropie* ist. Daß diese bei zahlreichen frischen, unberührten Tieren gefundene Refraktion tatsächlich dem Ruhezustand des Auges entspricht, war mit Hilfe von Atropin oder Curare leicht nachzuweisen: die vorher gefundene Hypermetropie blieb nach Vergiftung der Tiere mit diesen Mitteln entweder unverändert oder nahm etwas zu.

Bei einigen Cephalopoden machte ich eine Iridektomie bzw. Iridotomie und konnte dann leicht den Einfluß künstlich erzeugten Akkommodationskrampfes auf die Refraktion verfolgen: Aufträufeln eines Tropfens Nicotin oder Muscarin verwandelt die vorher emmetropische oder leicht hypermetropische Refraktion des Cephalopodenauges in kürzester Zeit in eine *Myopie von 12 bis 14 oder noch mehr Dioptrien*.

In weiteren Versuchen ermittelte ich die Beziehungen zwischen Akkommodation und Zentralorgan bei Cephalopoden. Ich ging dabei so vor, daß ich bei möglichst geringen Stromstärken mittels dicht beieinanderstehender Elektroden die nach Abtragen des Cerebralganglions leicht zugänglichen Seitenteile der Zentralganglien von einem Mitarbeiter abtasten ließ, während ich ununterbrochen skiaskopierte. Regelmäßig ergab sich, daß die für gewöhnlich emmetropische oder leicht hyperopische Refraktion plötzlich in Myopie von 12–14 Dioptrien umschlug, sobald die Elektroden eine bestimmte Stelle in der Nähe des Ligamentes berührten, das von den hinteren Partien der Zentralganglien zur Seiten-

wand der Schädelkapsel zieht. Bei Aufhören der Reizung dieser Stelle verwandelte die Myopie sich sofort wieder in Emmetropie bzw. Hyperopie.

Hiermit ist es zum ersten Male in der Tierreihe gelungen, durch Reizung vom Zentralorgan aus Kontraktion des Ciliarmuskels und dadurch bedingte Refraktionslähmung um 14 Dioptrien oder mehr hervorzurufen. Auch der Nachweis eines besonderen Zentrums für die Akkommodation des Cephalopoden- Auges scheint von großem Interesse.

Der von mir erbrachte Nachweis einer beträchtlichen Steigerung des intraokularen Druckes bei Kontraktion des Ciliarmuskels im Cephalopodenaug (s. unten) ist für das Verständnis von dessen Akkommodationsmechanismus von großer Bedeutung. Ich zeigte oben, daß in einem *Octopus*auge die äußersten (zum Sehen nicht mehr in Betracht kommenden) Netzhautpartien durch Zusammenziehen des Muskelringes jederseits dem Linsenrande zum Teile um ca. 2 mm genähert werden können. Trotzdem ist an den der Skiaskopie zugängigen Teilen des Auges bei sonst gleichbleibenden Verhältnissen an Stelle der vorher vorhandenen Hyperopie hochgradige Myopie getreten. Dies ist nur dadurch möglich, daß der gesteigerte intraokulare Druck *die Linse nach vorn drängt* und daneben auch die so nachgiebigen Hüllen der hinteren Bulbushälfte ausbuchtet.

Hat man ein sorgfältig enucleiertes Cephalopodenaug vorsichtig unter Seewasser auf aufgefaserter Watte gelegt und fügt man dem Wasser einige Tropfen 1proz. Nicotinlösung zu, so sieht man in der Regel nach kurzer Zeit den vorderen Abschnitt des Auges mit der Linse deutlich sich etwas vorwölben. Die Vorwölbung habe ich in gleicher Weise auch am lebenden Tiere selbst nach Nicotinisierung feststellen können. Dabei nimmt das Aug, das, von vorn betrachtet, im Ruhezustande mehr oder weniger deutlich queroval erscheint, eine mehr rundliche Form an.

Aus allen von mir angestellten Versuchen geht hervor, daß die akkommodative Drucksteigerung im Cephalopodenaug das *Wesentliche*, die Formveränderung des Auges *Bedingende* ist. Ohne sie wäre eine Akkommodation des weichen Cephalopodenauges nicht möglich. Die Kontraktion des Ciliarmuskels führt zu Verkleinerung der Oberfläche der Augenhüllen und damit zu leicht nachweisbarer, beträchtlicher Steigerung des Augendruckes; dadurch wird der vordere Augenabschnitt mit der Linse nach vorn gedrängt und ihr Abstand von der perzipierenden Netzhautschicht vergrößert.

b) Andere Wirbellose.

Ein besonders interessantes Verhalten zeigt die Akkommodation bei *Alciopiden*. Es sind dies fast wasserklare, marine Würmer von mehreren Zentimetern Länge, an deren kaum 1 mm großen Augen es mir gelang, die früher für unlösbar gehaltene Frage nach akkommodativen Änderungen in Angriff zu nehmen, indem ich die vom Körper getrennten Augen auf feine Nadelelektroden legte und die bei Reizung wahrnehmbaren Vorgänge mit der Binokularlupe unter Wasser bei sehr starkem auffallenden Lichte verfolgte. Ich fand, daß auch die Alciopiden eine positive Nahakkommodation besitzen, die durch Vorrücken der harten, in ihrer Form unverändert bleibenden Linse und dadurch bedingte Vergrößerung des Abstandes zwischen Linse und Netzhaut herbeigeführt wird. Dieses Vorrücken kommt auf folgende merkwürdige Weise zustande. Am vorderen Ende des nach unten gerichteten Teiles der Augenhüllen findet sich eine kleine Ausstülpung nach außen, die von einer mit der „Glaskörper“masse im Augennern kontinuierlich zusammenhängenden Masse erfüllt ist. Bei elektrischer Reizung findet man nur an dieser Stelle der unteren Hälfte der Augenhüllen, also gerade in der Umgebung jener Ausstülpung, contractile Elemente, deren

Zusammenziehung zur Bildung feiner Fältchen in den Augenhüllen führt; diese Zusammenziehung übt einen Druck auf den Inhalt jener Ausstülpung aus, ähnlich so, wie auf einen mit Flüssigkeit gefüllten Ballon. Dadurch gelangt etwas von ihrem außerhalb der Bulbushülle befindlichen Inhalte in den Glaskörperraum, wodurch die der vorderen Glaskörperfläche leicht beweglich aufsitzende Linse etwas nach vorne gehoben werden muß. Mit Nachlassen der Muskelkontraktion tritt der zähflüssige Inhalt in die Ausstülpung zurück. Durch diese physiologischen Feststellungen am lebenden Auge erledigen sich ältere Bemühungen, lediglich auf Grund anatomischer Befunde (zum Teil an ungenügend konserviertem Material) eine ganz andere Art akkommodativer Änderungen anzunehmen. Diese Hypothesen gingen noch von der Annahme aus, feine silberglänzende Fasern, die über die Vorderfläche des Alciopidenauges ziehen und nachweislich der Lichtreflexion dienen, seien Muskeln; da die elektrische Reizung am lebenden bzw. überlebenden Auge zur Widerlegung dieser Annahme genügt, ist ein weiteres Eingehen auf sie nicht erforderlich.

Die zweite Gruppe von Wirbellosen, bei welchen bisher akkommodative Änderungen beobachtet sind, bilden die *Heteropoden*. Auch hier gelang es mit Hilfe der von mir entwickelten Methoden, an den ca. 3 mm großen Augen den Akkommodationsvorgang aufzudecken: meine Untersuchungen habe ich (gemeinschaftlich mit GERWERZHAGEN) wesentlich an *Pterotrachea* angestellt.

Der brechende Apparat wird auch hier wesentlich durch die harte, kugelige Linse gebildet, die aus dem pigmentierten Teile des Augenbeckers weit hervorragt und von der dünnen Hornhaut durch einen feinen Zwischenraum getrennt ist.

Der hintere Augenabschnitt unterscheidet sich von anderen Augenformen dadurch, daß er einen nichtkugeligen, sondern insbesondere im hinteren Abschnitt dorsoventral stark abgeplatteten Glaskörperraum umschließt. In dieser Wandung des Augenbeckers finden sich, wie wiederum elektrische Reizung leicht erkennen läßt, muskulöse Gebilde; durch Kontraktion dieser erfolgt Steigerung des Glaskörperdruckes, die zu einem Vorrücken der Linse aus dem Augenbecher und dadurch zu aktiven Nahakkommodation führt. Vgl. Abb. 81 f.

Somit ist, im Gegensatz zu der bisher herrschenden Meinung, für alle drei bisher bei Wirbellosen nachgewiesenen Mechanismen gemeinsam eine aktive Nahakkommodation durch Vorrücken der Linse festgestellt, die bei allen dreien durch Drucksteigerung im Glaskörperraume bei sehr nachgiebigen Augenhüllen zustande kommt.

Der Mechanismus, durch den die Drucksteigerung im Glaskörper herbeigeführt wird, ist aber bei allen 3 Arten ein wesentlich verschiedener.

Pupille.

Von

C. v. HESS †

München.

(Abgeschlossen und ergänzt durch G. GROETHUYSEN-München.)

Zusammenfassende Darstellungen.

BACH, L.: Pupillenlehre. Anatomie, Physiologie und Pathologie. Methodik der Untersuchung. Berlin 1908. — BEHR, C.: Die Lehre von den Pupillenbewegungen. Berlin 1924. — BERNHEIMER, St.: Die Wurzelgebiete der Augennerven, ihre Verbindungen und ihr Anschluß an die Gehirnrinde. GRAEFS-SÆMISCH, Handb. d. ges. Augenheilk., 2. Aufl., I. Teil, Bd. I, 2. Abtlg. Leipzig 1900. — BING, R.: Gehirn und Auge. 2. Aufl. Wiesbaden 1923. — BUMKE, O.: Die Pupillenstörungen bei Geistes- und Nervenkrankheiten. 2. vollst. umgearb. Aufl. Jena 1911. — FUCHS, A.: Die Messung der Pupillengröße und Zeitbestimmung der Lichtreaktion der Pupillen bei einzelnen Psychosen und Nervenkrankheiten. Eine klinische Studie. Wien 1904. — WEILER, K.: Untersuchung der Pupille und der Irisbewegungen beim Menschen. Berlin 1910. — WILBRAND u. SAENGER: Die Neurologie des Auges. IX. Bd. Die Störungen der Akkommodation und der Pupillen. München u. Wiesbaden 1922.

Aufgabe des Pupillenspieles ist in erster Linie die Regulierung der in das Auge einfallenden *Lichtmenge*; daneben kommt der Pupillenverengung auch ein zum Teil beträchtlicher Einfluß auf die *Schärfe* des Netzhautbildes zu: mit zunehmender Pupillenverengung wird innerhalb gewisser Grenzen das Netzhautbild schärfer infolge der Verringerung der monochromatischen Aberrationen. Dieser günstige Einfluß findet seine Grenzen darin, daß die Beugungsaberration mit abnehmendem Pupillendurchmesser zunimmt; infolge der Beugung am Pupillensaum ist selbst bei völlig aberrationsfreiem System das Bild eines Objektpunktes nicht wieder ein Punkt, sondern eine kleine, helle Scheibe, die bei Pupillenweiten von 4 bzw. 2 und 1 mm einen Durchmesser von 0,0061 bzw. 0,0122 und 0,0243 mm hat. (Vgl. S. 109).

Dem Spiele der Pupille stehen 2 Muskeln vor, der vom Oculomotorius versorgte Sphincter und der vom Sympathicus versorgte Dilator pupillae. Ersterer bildet einen verhältnismäßig kräftigen, ringförmigen Muskel im Irisgewebe, nahe dem Pupillarsaum; die Fasern des Dilator sind weniger kräftig entwickelt und verlaufen nahe der Hinterfläche des Irisstroma zwischen diesem und der Pigmentplatte der Iris. Die ihn versorgenden Fasern des Sympathicus entstammen dem Ganglion cervicale supremum in der Höhe des letzten Halswirbels, so daß z. B. eine hier sich entwickelnde Geschwulst (Struma usw.) durch Druck auf das Ganglion eine Reizung oder Lähmung des Sympathicus herbeiführen kann, die dann in Erweiterung bzw. Verengung der Pupille zum Ausdruck kommt. Außer dem Dilator versorgt der Sympathicus am Auge noch den glatten „MÜLLERSchen Lidheber“ und eine Gruppe von Muskelfasern,

die über die Fissura orbitalis inferior laufen; daher hat Sympathicuslähmung neben Pupillenverengung noch leichte Ptosis und oft einen geringfügigen Enophthalmus zur Folge, während umgekehrt Sympathicusreizung (die man z. B. durch Einträufeln von Cocain hervorrufen kann) Erweiterung der Pupille und der Lidspalte sowie leichtes Vortreten des Auges zur Folge hat. Die durch Sympathicusreizung hervorgerufene Pupillenerweiterung unterscheidet sich von der durch Oculomotoriuslähmung bedingten dadurch, daß bei letzterer die Lichtreaktion der Pupille aufgehoben, bei ersterer aber erhalten ist¹.

Über die Bahnen des Pupillenreflexes ist folgendes zu sagen: Lange Zeit war die Annahme herrschend, daß die durch das Licht hervorgerufenen pupillomotorischen Regungen in ihrem ganzen Verlaufe von der Netzhaut über Sehnerven und Pupillenzentrum zur Irismuskulatur von den optischen Bahnen gesondert verlaufen sollten. Diese insbesondere von GUDDEN begründete Lehre führte dazu, für die hypothetischen Pupillenfasern einen besonderen Ursprung in der Netzhaut anzunehmen, und man sah denselben in den sog. amacrinen Zellen der Retina. Die Irrigkeit dieser Annahme und zugleich eine neue Grundlage für Erörterung der einschlägigen Probleme ergab sich aus der von mir gefundenen Tatsache, daß der pupillomotorische Empfangsapparat nicht in den Amacrinen der Netzhaut zu suchen ist, vielmehr in den Außengliedern des Se-epithels (Stäbchen und Zapfen), die somit den optischen wie auch den motorischen Empfänger darstellen.

Der Beweis hierfür ergibt sich aus folgendem: Wenn ich Tagvögel (Hühner, Tauben) im Dunkelzimmer vor eine schwarze Fläche bringe, auf der Reiskörner ausgestreut sind, die von den Strahlen eines Spektrums passend belichtet sind, so picken die Tiere die für uns roten, gelben und grünen Körner, lassen aber die grünblauen und blauen unberührt, auch wenn diese für uns deutlich sichtbar sind. Die Erklärung hierfür ist darin zu sehen, daß in dem für das Picken wesentlich in Betracht kommenden hinteren oberen Netzhautbezirke der Tagvögel zwischen Innen- und Außengliedern der Zapfen rot bzw. gelb gefärbte „Ölkugeln“ derart eingeklemmt sind, daß zu den Außengliedern vorwiegend oder ausschließlich nur die langwelligen Strahlen des Spektrums gelangen können. Damit war die viel erörterte Frage nach dem optischen Empfänger entschieden

¹ Belichtet man die Pupille des einen Auges, so verengt sich auch die Pupille des anderen, nicht vom Licht getroffenen Auges. Man bezeichnet diese Verengung der Pupille als *konsensuelle Reaktion*. Hinsichtlich des zeitlichen Verlaufes und der Größe der Kontraktion besteht unter normalen Verhältnissen gegenüber der direkten Reaktion kein meßbarer Unterschied. Dagegen bleibt bei länger dauernder ungleicher Belichtung beider Augen die Pupille des schwächer belichteten Auges weiter (siehe Anmerkung S. 183). Neben der Lichtreaktion ist die *Konvergenzreaktion* das wichtigste Pupillensymptom. Die Konvergenzreaktion besteht in einer Verengung der Pupille beim Fixieren eines nahe vor dem Auge gehaltenen Gegenstandes. Sie tritt zugleich mit einer Kontraktion des Ciliarmuskels (Akkommodation) und der beiden Recti interni (Konvergenzstellung der Bulbi) auf und erfolgt durch einen von der Hirnrinde zum Sphincterkern gelangenden Impuls. Eine normale Konvergenzreaktion setzt einen intakten Sphincterkern und einen ungestörten Verlauf der pupillomotorischen Fasern im Oculomotorius voraus; hierin liegt die diagnostische Bedeutung der genannten Reaktion für die Lokalisation eines Krankheitsherd bei Störungen des Pupillenspieles. Als *Lidschlußreaktion* (WESTPHAL-PILTZsches Orbicularisphänomen) bezeichnet man die bei willkürlichem oder bei versuchtem, aber mechanisch verhinderten Lidschluß eintretende Verengung der Pupille. Sie beruht auf einer Miterregung des Oculomotorius mit dem Facialis und ist als eine Mitbewegung der Iris beim Lidschluß aufzufassen (BUMKE). Von geringer Bedeutung ist der sog. *Hirnrindenreflex*: HAAß hatte gefunden, daß die Pupillen einer im Dunkelzimmer befindlichen Versuchsperson enger werden, wenn sie aufgefordert wird, ohne die Blickrichtung zu ändern, ihre Aufmerksamkeit auf eine seitlich befindliche Lichtquelle zu richten. Dieses Phänomen ist durchaus nicht bei allen normalen Personen auslösbar, sondern sein Auftreten scheint im Gegenteil zu den Ausnahmen zu gehören.

und der Beweis erbracht, daß nur die *Außenglieder* der Zapfen und Stäbchen als solche dienen können. Durch pupillooskopische Messungen konnte ich weiterhin feststellen, daß die grünblauen, blauen und violetten Strahlen des Spektrums auch einen *verschwindend kleinen pupillomotorischen Wert* für die Tagvogelpupille haben und daß auch gegenüber anderen farbigen *Strahlungen die optischen und die motorischen Regungen im Vogelauge weitgehende Übereinstimmung* zeigen.

Die Frage nach den *Bahnen* für den Lichtreflex der Pupille ist vielfach Gegenstand lebhafter Erörterungen, seitdem v. GUDDEN¹ die Meinung geäußert hat, daß im Sehnerven neben den Fasern für die Leitung der optischen Regungen („Sehfasern“) noch gesonderte „Pupillenfasern“ vorhanden seien. Die üblichen Versuche, diese Annahme mit physiologischen Erwägungen zu stützen, scheinen mir nicht glücklich, wenigstens ist a priori wohl denkbar, daß eine durch Belichtung des Auges ausgelöste und zunächst durch „Sehfasern“ geleitete Regung weiterhin nicht nur zum Sehzentrum, sondern auch zum Pupillenzentrum gelangen kann.

Vielfach war man bemüht, die Frage durch anatomische Untersuchung zu klären: Immer wieder wird eine Angabe v. GUDDENS zitiert, daß im Sehnerven der Katze sich dicke und dünne Fasern finden, von welchen GUDDEN die dicken als „Pupillenfasern“ ansprechen zu sollen glaubte. BERNHEIMER² hatte in der Nervenfaserschicht der Netzhaut des Menschen dünnere und dickere Fasern gefunden, von welchen die *dünneren* ausschließlich der Macula angehörten. Er meinte, diese Befunde seien leicht mit den v. GUDDENSchen in Einklang zu bringen, aber während letzterer die dicken Fasern für Pupillenfasern hielt, mußten nach BERNHEIMER wohl die dünneren als solche angesprochen werden, da nur sie aus dem allein pupillomotorisch wirksamen mittleren Netzhautbezirke stammen. Ob die Lösung der Frage nach dem Vorkommen von „Pupillenfasern“ von anatomischer Seite kommt, ist nicht wahrscheinlich, gestatten doch Kaliber und mikroskopisches Aussehen der Nervenfasern bis jetzt keinerlei Schluß auf die Art der durch sie geleiteten Regungen.

Wenn GUDDENS Ansicht zu Recht besteht, ist zu erwarten, daß bei Tieren ohne reflektorisches Pupillenspiel die Sehnervenfasern keine Kaliberunterschiede zeigen. Finden sich letztere aber auch hier, so kann deren Vorhandensein bei Sehorganen mit Lichtreflex der Pupille nicht als Stütze für die Annahme besonderer Papillenfasern in diesen gelten; vielleicht wird die interessante Frage auf diesem Wege gefördert werden können. Zur vergleichenden Untersuchung besonders geeigneter Objekte dürften voraussichtlich die Sehorgane von Vögeln und Schildkröten sein: Großer Ähnlichkeit in vielen Beziehungen steht hier ein tiefgreifender Unterschied hinsichtlich des reflektorischen Pupillenspieles gegenüber, das bei Hühnern und Tauben sehr lebhaft ist, bei Schildkröten aber vollständig fehlt.

Für die Frage nach dem Vorhandensein gesonderter Pupillenfasern ergibt sich aus meinen Untersuchungen folgendes: Die unter dem Einflusse des Lichtes in den Außengliedern der Stäbchen und Zapfen geweckten optischen und motorischen Regungen werden durch das ganze erste Neuron (der Zapfen bzw. Stäbchen) *gemeinsam* geleitet und es kann also nur die Frage sein, ob sie bei Verlassen jenes ersten Neurons auf zwei verschiedene Nervenfasern übergehen, von welchen die eine nur die optischen, die andere nur die motorischen Regungen leitet oder ob die zunächst durch ein nervöses Element geleiteten beiden Regungen auch weiter durch eine Faser geleitet werden. Von verschiedenen Bedenken, die

¹ GUDDEN: Gesammelte Abhandlungen, S. 199. Wiesbaden 1889.

² BERNHEIMER: Zur Kenntnis der Nervenfaserschichte der menschlichen Retina. Sitzgsber. kl. Akad. Wiss. **90**, 3. Juli 1884.

meines Erachtens der Annahme gesonderter Pupillenfaser entgegenstehen, seien hier nur zwei bisher unbeachtet gebliebene erörtert: Als die Hypothese von den gesonderten Pupillenfaser aufgestellt wurde, fehlte alle Kenntnis nicht nur von den motorischen Empfangsorganen, sondern auch von der relativen motorischen Erregbarkeit der verschiedenen Netzhautpartien.

Mit den von mir entwickelten Methoden läßt sich zeigen, daß nur ein verhältnismäßig kleiner, der Fovea und ihrer nächsten Umgebung entsprechender Netzhautbezirk überhaupt motorisch erregbar ist, daß aber auch in diesem Bezirke selbst die motorische Erregbarkeit von der Foveamitte nach der Peripherie hin rasch abnimmt; *schon in einem Abstände von weniger als $\frac{1}{2}$ mm von der Fovea ist die Netzhaut merklich weniger motorisch erregbar als in der Foveamitte*: schon die um den Sehnerveneintritt gelegenen Netzhautpartien waren für die von mir benützten Lichtstärken überhaupt nicht mehr nachweislich motorisch erregbar. Hiernach müssen wir uns vorstellen, daß im Seh epithel der mittleren Netzhautteile neben der Fähigkeit zu jenen physischen Regungen, deren psychisches Korrelat die Farbenhelligkeiten sind, sich noch die Fähigkeit zu solchen Vorgängen entwickelt hat, die den Wechsel der Pupillenweite herbeiführen. Die Fähigkeit zu diesen Veränderungen nimmt von der Mitte nach der Peripherie nicht plötzlich, sondern allmählich ab, während die Helligkeit, in der uns farblose Lichter erscheinen, auf den peripheren Netzhautpartien im helladaptierten Auge keine wesentlich andere, im dunkeladaptierten sogar beträchtlich größer ist als in der Fovea. Bei Annahme gesonderter Pupillenfaser wäre man also zu der weiteren, wenig wahrscheinlichen Annahme gezwungen, daß von jenen, nach GUDDEN besonders dicken Fasern ein Teil die fovealen motorischen Regungen leitete, ein anderer, großer Teil allein der Aufgabe diene, die unbedeutenden Regungen zu vermitteln, die auch starke Lichtquellen in den nur wenige Millimeter von der Fovea entfernten Stäbchen- und Zapfenaußengliedern auszulösen vermögen.

Weiter müssen die Vertreter der Hypothese von den gesonderten Pupillenfaser annehmen, daß die beiden supponierten Faserarten im Sehnerven in ihrem chemischen Aufbau merklich voneinander verschieden seien. Die *einzige* tatsächliche Stütze, die sich heute für die Annahme gesonderter Pupillenfaser anführen läßt, ist die Angabe, daß bei gewissen Erkrankungen des Sehnerven die optischen und die motorischen Funktionen gelegentlich, freilich nur äußerst selten, nicht in gleichem, sondern verschiedenem Betrage geschädigt werden sollten. So wird angegeben, daß man in einzelnen Fällen von Sehnerventrophie die Sehfähigkeit bei erhaltener Pupillenreaktion erloschen finde oder umgekehrt, was natürlich nur möglich ist, wenn beiden Faserarten der einwirkenden Schädlichkeit gegenüber merklich verschiedene Widerstandsfähigkeit zukommt. Auch wäre die Annahme von zwei *völlig identischen* Nervenfasern für die Leitung beider Regungen schon aus „Sparsamkeitsgründen“ wenig wahrscheinlich.

Werden aber optische und motorische Regungen etwa bis zur Gegend des äußeren Kniehöckers durch *eine und dieselbe* Faser geleitet, so ist zu erwarten, daß eine Schädigung, die den Sehnerven zwischen Auge und äußerem Kniehöcker trifft, sich für beide Funktionen in ähnlicher oder gleicher Weise geltend macht. Hier bietet sich nun die Möglichkeit, die uns interessierende Frage aus neuen Gesichtspunkten in Angriff zu nehmen.

Wiederholt wurde bei einschlägigen Erörterungen angenommen, es müsse Herabsetzung der *Sehschärfe* mit Herabsetzung der Lebhaftigkeit des Pupillenspieles Hand in Hand gehen; ich habe den zu dieser Meinung führenden Irrtum früher eingehend erörtert und gezeigt, daß das Pupillenspiel wohl zur Wahrnehmung von *Helligkeiten* in naher Beziehung steht, diese letztere aber innerhalb

ziemlich weiter Grenzen von dem Grade der *Sehschärfe* unabhängig sein kann. Es war danach zu erwarten, daß die uns beschäftigende Frage durch gleichzeitige Untersuchung der optischen und motorischen *Unterschiedsempfindlichkeit* des Auges unter ganz gleichen Versuchsbedingungen der Lösung näher gebracht werden können; mit Hilfe des Differentialpupilloskops ist die Aufgabe sogar einer sehr genauen messenden Behandlung zugänglich geworden; wir ermitteln dabei die kleinsten *Lichtstärkenunterschiede*, die bei abwechselnder Wirkung auf das gesunde und kranke Sehorgan noch eben als *Helligkeitsunterschiede* wahrgenommen werden, sowie jene, die zur Auslösung eines eben merklichen *Pupillenspieles* genügen. GROETHUYSEN¹ hat in umfassenden Messungen an Hunderten von Fällen gefunden, daß *bei Erkrankungen des Sehnerven optische und motorische Funktionen des Auges ausnahmslos in gleichem Verhältnisse geschädigt wurden*; wenn zu einem noch eben wahrnehmbaren Helligkeitsunterschiede zwischen 2 Reizlichtern der Lichtstärkenunterschied bei dem Kranken 2-, 3-, 4-, . . . mal größer sein muß, als beim Normalen, so ist ein gleicher Lichtstärkenunterschied auch erforderlich (aber auch genügend) zur Auslösung eben merklichen Pupillenspieles². Auch diese wichtige Tatsache ist meines Erachtens mit der Annahme *verschiedenartiger Fasern* im Sehnerven nur schwer in Einklang zu bringen. Denn es scheint kaum denkbar, daß die langwierigen (über Jahre sich erstreckenden) Erkrankungen des Sehnerven, um die es sich hier handelt, in ihrem ganzen Verlaufe die beiden verschiedenartigen Fasersysteme stets in genau gleicher Weise schädigen, so daß die der einen Faserart entsprechende optische Funktion immer um den gleichen Betrag herabgesetzt ist, wie die motorische der anderen.

Diesen Hunderten von Messungen in den verschiedensten Stadien von Erkrankungen des Sehnerven stehen einzelne Fälle gegenüber, in welchen man bei erloschener Sehfähigkeit noch Pupillenreaktion fand. Ein großer Teil der in der Literatur beschriebenen Fälle solcher Art ist nicht zu verwerten, da die Prüfung der optischen und der motorischen Funktion nicht unter übereinstimmenden Bedingungen vorgenommen wurde. Um vergleichbare Ergebnisse zu erhalten, müssen, wie ich früher darlegte, Lichtstärke, Abstand und Einfallswinkel des

¹ GROETHUYSEN: Über die Beziehungen zwischen motorischer und optischer Unterschiedsempfindlichkeit bei normalen und krankhaften Zuständen des Sehorgans. Arch. Augenheilk. 88, 95 (1921).

² Normalerweise genügen Lichtstärkenunterschiede, die sich wie 95:100 verhalten, um bei abwechselnder Belichtung beim Erscheinen des stärkeren Lichtes eine Pupillenreaktion hervorzurufen. Ist im Gegensatz zu dem oben gesagten bei einer genuinen Atrophie des Sehnerven die motorischen Unterschiedsempfindlichkeit um einen größeren Betrag herabgesetzt als die optische Unterschiedsempfindlichkeit, dann liegt mit größter Wahrscheinlichkeit neben einer Opticusfaserschädigung noch eine weitere Störung innerhalb der Reflexbahn vor (z. B. reflektorische Trägheit bei tabischer Sehnervenatrophie). Die durch eine Schädigung der Sehnervenfaser oder durch eine Erkrankung ihrer in der Netzhaut gelegenen motorischen Empfänger bedingten Störungen des Pupillenspieles werden auch unter dem Namen der *Reflex-taubheit* zusammengefaßt. Neben der erwähnten Herabsetzung der motorischen und optischen Unterschiedsempfindlichkeit um annähernd denselben Betrag ist das Verhalten der konsensualen Reaktion für die Reflex-taubheit charakteristisch. Ist nur der eine Sehnerv erkrankt, so erleidet die Lichtreaktion auf dieser Seite eine dem Grade der Schädigung entsprechende Herabsetzung, während die konsensuelle Reaktion normal bleibt; umgekehrt ist die konsensuelle Reaktion auf dem gesunden Auge herabgesetzt und die direkte Reaktion normal. Sind beide Sehnerven erkrankt und zwar um einen verschiedenen großen Betrag, so läßt sich die Diagnose auf Reflex-taubheit allgemein dadurch sicherstellen, daß die direkte Reaktion auf dem einen Auge um den gleichen Betrag herabgesetzt ist, wie die konsensuelle Reaktion auf dem anderen Auge. Mit Hilfe der Pupilloskopie lassen sich die beiden Reaktionen zahlenmäßig miteinander vergleichen, indem man jeweils das Verhältnis der zum Auslösen einer Pupillenreaktion notwendigen Lichtstärkenunterschiede der vorhandenen motorischen Unterschiedsempfindlichkeit gleichsetzt.

Untersuchten beide Male *genau* übereinstimmen. Aus der neueren Literatur sind mir nur 3 Angaben (2 von BEHR¹, 1 von ABELSDORFF²) bekannt geworden, bei welchen hierauf entsprechend Rücksicht genommen ist. Ich selbst habe, trotzdem ich seit vielen Jahren die einschlägigen Fragen an einem großen Material aufmerksam verfolge, niemals derartiges beobachtet. Gewiß besteht *theoretisch* auch bei Leitung beider Arten von Regungen durch eine und dieselbe Sehnerven-faser die Möglichkeit eines Auseinandergehens der optischen und motorischen Funktion, sofern es sich um Störungen im nervösen Empfänger selbst handelt: Es wäre nicht undenkbar, daß im Neuroepithel der Netzhaut einmal nur jene Bestandteile zur Entwicklung kämen oder Schaden litten, die für das Auftreten optischer, das andere Mal nur jene, die für das Auftreten motorischer Regungen unerlässlich sind. Es würde sich hier um eine Gruppe von Schädigungen handeln, die von den vorher besprochenen, ausschließlich den Sehnerven treffenden, durchaus verschieden sind.

Die vorstehenden Erörterungen lassen sich kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen: Die physiologischen Erwägungen, die zur Annahme besonderer Pupillenfasern geführt haben, können strenger Kritik nicht standhalten. Von den tatsächlichen Angaben, die früher zur Stütze dieser Annahme geführt haben, sind die anatomischen (verschiedene Kaliber dieser und jener Fasern) nicht zwingend und auch die meisten klinischen nicht zu verwerten; die Möglichkeit des Vorkommens gesonderter Pupillenfasern ist danach noch nicht vollständig ausgeschlossen, für wahrscheinlicher halte ich aber, daß optische und motorische Regungen im Sehnerven nicht durch gesonderte, sondern durch eine und dieselbe Faser geleitet werden und erst im Tractus opticus bzw. in der Gegend des äußeren Kniehöckers auf zwei verschiedene Bahnen gelangen, indem die bis dahin einheitliche Faser sich hier in zwei Äste spaltet, deren einer zum optischen, der andere zum motorischen Zentrum zieht.

Über den weiteren Verlauf der zentripetalen Pupillarreflexbahnen wissen wir nur soviel, daß sie nach partieller Kreuzung im Chiasma bis zum äußeren Kniehöcker mit den Sehbahnen gemeinsam verlaufen, hier aber nach innen abzweigen und zu den Oculomotoriuskernen unter den Vierhügeln gelangen. Hier sind unsere Kenntnisse noch lückenhaft; am meisten hat die Vermutung für sich, daß die vom Kniehöcker kommenden Fasern sich aufsplittern und mit einer entsprechenden Aufspaltung anderer mit dem Oculomotoriuskerne in Verbindung stehender Fasern in Kontakt treten. Hier vermutet man den Sitz der zur reflektorischen Pupillenstarre bei beginnender Tabes führenden Störung³. Die zentrifugalen Bahnen des Pupillenreflexes verlaufen im Oculomotorius.

¹ BEHR: Zur Physiologie und Pathologie des Lichtreflexes der Pupille. Arch. Ophthalm. 86, 468 (1913).

² ABELSDORFF: Zur Frage der Existenz gesonderter Pupillenfasern im Sehnerven. Klin. Mbl. Augenheilk. 62, 170 (1919).

³ Eine Pupille wird als *reflektorisch starr* bezeichnet, wenn sowohl die direkte wie die konsensuelle Reaktion erloschen ist, während die Konvergenzreaktion in normaler Weise verläuft. Besteht die Störung nur auf einer Seite, dann ist die Pupille der erkrankten Seite vollständig lichtstarr, während die Pupille der gesunden Seite direkt und konsensuell normal reagiert. Die Herabsetzung der direkten und der konsensuellen auf ein und demselben Auge um den gleichen Betrag scheint, soweit wir pupilloskopisch nachweisen konnten, das charakteristische Merkmal auch in denjenigen Fällen zu sein, in denen noch keine vollständige reflektorische Starre eingetreten ist. Man spricht dann von unvollständiger reflektorischer Starre oder reflektorischer Trägheit. Die optische Unterschiedsempfindlichkeit bleibt durch alle Stadien der Erkrankung hindurch normal. Die Pupille ist fast stets ent-rundet und die Kontraktionen sind nicht in allen Teilen der Pupille gleich groß. Hinsichtlich der motorischen Unterschiedsempfindlichkeit erfordern häufig einige Stellen der Pupille größere Lichtstärkenunterschiede zum Auslösen einer Sphinkterkontraktion wie andere. Die reflektorische Starre ist als Frühsymptom für Tabes und Paralyse von größter Bedeutung.

Der Beweis für partielle Kreuzung der pupillomotorischen Bahnen im Chiasma läßt sich durch das Verhalten des reflektorischen Pupillenspieles bei Leitungsunterbrechung zwischen Chiasma und Corpus geniculatum externum bringen; ist hier die Bahn unterbrochen, was zunächst in homonymer Hemianopie zum Ausdruck kommt, so gibt isolierte Belichtung der erblindeten Netzhauthälfte keine reflektorische Verengung im zweiten Auge, sondern nur die Belichtung der sehenden Hälfte.

Über die Frage nach dem Vorkommen einer hemiopischen Pupillenreaktion (besser ist die Bezeichnung „Hemikinesie“) wurde lange gestritten, da die Technik der Untersuchung schwer einwandfrei zu erhalten war. Man hatte vielfach unzutreffende Vorstellungen von der Größe der Lichtzerstreuung bei Bestrahlung des Auges mit einer angenähert punktförmigen Lichtquelle: Hierbei kommt es keineswegs nur zur Belichtung der Netzhautstelle, auf der nach dem üblichen Schema für die optische Abbildung die Lichtquelle abgebildet wird, vielmehr wird eine durchaus nicht unbeträchtliche Lichtmenge an Hornhaut, Iris, Linse, Elementen des Glaskörpers und der Netzhaut (und insbesondere auch am Sehnervenkopf) unregelmäßig zerstreut und legt sich wie ein Schleier über die ganze Netzhaut. Es läßt sich zeigen, daß diese zerstreuten Lichtmengen allein zur Auslösung einer Pupillenverengung genügen. Bildet sich also in dem obigen Falle einer Leitungsunterbrechung im Tractus opticus bei Prüfung auf Hemikinesie eine Lichtquelle nach der üblichen geometrischen Konstruktion nur auf der blinden Netzhauthälfte ab, so erfolgt doch Pupillenverengung durch das im Auge zerstreute Licht. Einwandfreie Hemikinesieprüfung ist nur möglich, wenn es gelingt, bei abwechselnder Belichtung der sehenden und blinden Netzhauthälfte die Menge des Zerstreuungslichtes *konstant* zu halten. Dieser Anforderung wird ein von mir konstruiertes „Hemikenesiometer“ gerecht¹.

Über den Sitz der Erkrankung vgl. die folgende Anmerkung. Ist eine Pupille sowohl bei direkter wie bei konsensueller Belichtung lichtstarr und dazu auch die Konvergenzreaktion aufgehoben, so besteht eine *absolute Starre*. Von einer *Ophthalmoplegia interna* spricht man, wenn neben der genannten Störungen auch die Akkommodation geschädigt ist, so daß sämtliche vom Oculomotorius innervierten inneren Augenmuskeln gelähmt sind. Beide Störungen haben ihren Sitz im motorischen Teil der Reflexbahn. Während eine absolute Starre sehr häufig bei Paralyse und Tabes vorkommt, spricht das Vorhandensein einer Ophthalmoplegia interna gegen einen metaluetischen Prozeß.

¹ Das Zustandekommen einer hemiopischen Reaktion bei einer Traktusläsion ist des weiteren nur dadurch erklärbar, daß jeder Tractus opticus mit beiden Sphinkterkernen in Verbindung steht. Denn stünde ein Traktus z. B. nur mit dem Kern der gleichen Seite in Verbindung, dann bliebe die Pupille der erkrankten Seite vollständig lichtstarr, da weder bei Belichtung des einen noch des anderen Auges eine pupillomotorische Regung zum Sphinkterkern der geschädigten Seite gelangen könnte. Desgleichen müßte ohne die Annahme einer beiderseitigen Versorgung der Sphinkterkerne bei einer durch zentrale Läsion des Chiasmus bedingten bitemporalen Hemianopsie die konsensuelle Reaktion aufgehoben sein, was nicht den Tatsachen entspricht. In welcher Weise die Verbindung zwischen den Tractus optici und den Kernen hergestellt ist, steht noch nicht genügend fest. Die den Traktus in der Gegend des Corpus geniculatum externum verlassenden motorischen Äste gelangen wahrscheinlich nach Unterbrechung durch ein in den primären optischen Zentren eingeschaltetes Neuron und durch Teilung zu beiden Kernen und splittern sich um diese herum auf. Nimmt man dabei an, daß die Aufsplitterung der von der gleichen und von der gegenüberliegenden Seite kommenden motorischen Äste in gleichmäßiger Weise um den Kern erfolgt, dann muß ein hier angreifender Krankheitsherd auch beide Faserzüge um den gleichen Betrag schädigen. Auf diese Weise würde sich das charakteristische Merkmal der reflektorischen Trägheit (Herabsetzung der direkten und der konsensuellen Reaktion auf einer Seite um den gleichen Betrag) ohne weiteres erklären lassen, wenn man mit BUMKE als Sitz der Störung die Endaufsplitterung der motorischen Äste annimmt. Die durch den Lichteinfall auftretende motorische Regung gelangt also bis unmittelbar an die Kerne, ohne diese erreichen zu können. BEHR läßt in seinem Schema nur die vom macularen Netzhautbezirk kommenden Fasern und zwar durch Teilung zu beiden Kernen gelangen, während alle übrigen in einem Traktus vereinigten motorisch wirksamen Fasern zum Kern der gegenüberliegenden Seite

In den letzten Jahren hat die Untersuchung des Pupillenspieles noch ein weiteres Interesse dadurch gewonnen, daß es mittels des *Pupillokops* möglich geworden ist, eine Reihe bis dahin für unlösbar gehaltener Frage aus der Farbenlehre in Angriff zu nehmen. Hier muß darüber folgendes genügen: Der Grund der Verengerung der normalen Pupille bei Bestrahlung mit farbigem Lichte hängt von der Helligkeit ab, die diese Lichte für unser Auge haben. Da der Helligkeitswert verschiedener farbiger Strahlungen bei gewissen Formen von angeborenen Farbensinnstörungen ein wesentlich anderer ist, als beim Normalen, wird es durch messende Bestimmung des pupillomotorischen Wertes innerhalb gewisser Grenzen möglich, unabhängig von den Angaben des Untersuchten Aufschluß über die Art seines Farbensehens zu erhalten.

Läßt man in raschem Wechsel 2 Strahlungen von gleicher physikalischer Zusammensetzung, aber verschiedener Stärke auf ein Auge wirken, so erfolgt bei Erscheinen der stärkeren Strahlung einfach Verengerung, bei Erscheinen der schwächeren Strahlung Erweiterung. Wesentlich anders ist das Verhalten bei abwechselnder Wirkung einer farbigen und einer farblosen, oder aber zweier farbiger Strahlungen. Läßt man z. B. in der geschilderten Weise („Wechselbelichtung“) ein rotes und ein grünes Licht auf die Pupille wirken, so erfolgt bei Erscheinen eines *jeden* der beiden farbigen Lichte eine Verengerung; wir wollen diese interessante, durch rasche Anpassung des Sehorgans an die jeweils wirkende Strahlung zu erklärende Erscheinung kurz als „Wechselverengerung“ bezeichnen. Bei einer gewissen Stärke einer jeden der beiden Strahlungen ist der Grad der Wechselverengerung bei Erscheinen eines jeden der beiden Lichte gleich groß und wir können dann die beiden Strahlungen als motorisch gleichwertig bezeichnen. Wirkt abwechselnd eine farbige und eine farblose Strahlung und ist diese letztere in ihrer Stärke kontinuierlich und meßbar variabel, so kann man auf dem angedeuteten Wege einen *Maßausdruck* für die motorische Wirkung der betreffenden farbigen Strahlung erhalten. Das Pupillokop gestattet leicht derartige Messungen mit Genauigkeit in größerem Umfange durchzuführen. Aus dem so erhaltenen umfangreichen Beobachtungsmaterial erwähne ich nur die für das Verständnis des folgenden wichtigsten Tatsachen. Der motorische Wert der von mir benutzten roten Strahlungen hängt sehr wesentlich von Lichtstärke und Adaptationszustand ab („Pupillomotorisches Purkinjesches Phänomen“). Die im folgenden mitgeteilten Zahlen geben die zu den motorischen Gleichungen erforderlichen Mengen des Meßlichtes in Prozenten der Lichtstärke der Lichtquelle: die Änderung der letzteren erfolgt mittels Grauglaskeilen von genau bekannter Durchlässigkeit, die in passender Weise vor der Lichtquelle verschoben werden. In der Tabelle sind die motorischen Werte für ein bestimmtes

ziehen. Auf diese Weise gelangen die im Chiasma gekreuzten Fasern durch eine nochmalige zentrale Kreuzung wieder auf die Seite von der sie ausgegangen sind. Daraus, daß diesen Fasern eine größere pupillomotorische Wirkung zukommt als den im Chiasma ungekreuzt verlaufenden Fasern, erklärt BEHR die schon oben erwähnte Erscheinung, daß bei längerer ungleicher Belichtung beider Augen die Pupille des stärker belichteten Auges enger wird. Für die Pathologie des Pupillenspieles würde sich u. a. aus dem BEHRschen Schema die wichtige Tatsache ergeben, daß bei einer einseitigen reflektorischen Starre die konsensuelle Reaktion auf der gesunden Seite hemiopisch ist und zwar in dem Sinne, daß bei der Prüfung mit dem Hemikinesimeter nur bei Belichtung der temporalen Netzhauthälfte eine konsensuelle Reaktion erfolgt. Es wird die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, ob diesem, von BEHR schon beobachtetem Symptom, eine allgemeine Geltung für das Verhalten des Pupillenspieles bei einer einseitigen reflektorischen Starre zukommen wird. Die Sphinkterkerne selbst sind die beiden in Frontalteil der Oculomotoriuskerne gelegenen kleinzelligen Lateralkerne (WESTPHAL-EDINGERScher Kern). Von den Sphinkterkernen ziehen die Pupillenfaser durch den Oculomotorius zum Ganglion ciliare. Hier beginnt ein neues (viertes) Neuron, welches die Regung durch die kurzen Ciliarnerven dem Sphinkter der Pupille zuleitet.

Rot und Blau unter verschiedenen Bedingungen zusammengestellt. Sie zeigt, daß bei Minderung der Lichtstärke auf $\frac{1}{10}$ des ursprünglichen Wertes und entsprechender Dunkeladaptation eine Abnahme des motorischen Wertes von 5,4 auf 2,9 erfolgt, während der motorische Wert des Blau von 2,3 auf 4,3 steigt.

Tabelle 1.

	Bei voller Lichtstärke	Bei Herab- setzung der Lichtstärke auf $\frac{1}{10}$ (mittels Episkotisters von 36°)	Bei Herab- setzung der Lichtstärke auf $\frac{1}{10}$ (mittels Episkotisters von 9°)
Der motorische Wert des Rot . . .	5,4	2,9	2,2
Der motorische Wert des Blau . . .	2,3	4,3	5,4

Wird die Lichtstärke immer weiter herabgesetzt und die Dunkeladaptation so weit gesteigert, bis alle farbigen Strahlungen farblos erscheinen, so sind die motorischen Werte gleich jenen beim total Farbenblinden, sie betragen bei den von mir benutzten Strahlungen für Rot $< 0,6$, für Blau 9,9–11,8. Für die angeborenen Farbensinnstörungen beim Menschen ergibt sich folgendes: Beim Grünblinden („Deuteranopen“) sind die m. W. für die verschiedenen farbigen Strahlungen keine merklich anderen, als beim normalen Menschen, dagegen ist beim Rotblinden der m. W. des Rot sehr stark herabgesetzt, durchschnittlich auf etwa 1,5–2,2, dagegen jener des Blau merklich erhöht, der Betrag der Änderung ist für beide farbige Strahlungen bei allen Rotblinden beträchtlich, aber nicht bei allen gleich groß. Auch für die relativ Grünsichtigen („Protanomalen“) läßt sich auf pupilloskopischem Wege nachweisen, daß die m. W. des Rot kleiner, die des Blau größer sind als beim Normalen.

Die totale Farbenblindheit beim Menschen ist durch das Verhalten des Pupillenspieles leicht objektiv nachzuweisen: durch die folgenden drei charakteristischen Merkmale 1. sehr geringer m. W. des Rot und großer m. W. des Blau; 2. Unabhängigkeit dieser m. W. von Lichtstärke und Adaptationszustand; 3. Fehlen der Wechselverengerung. Mit Hilfe des Pupilloskopie wurde ferner unter anderem die Antwort auf die vielerörterte Frage möglich, ob der Neugeborene bereits Farbensinn besitzt: bei pupilloskopischer Untersuchung fand ich bei Neugeborenen ähnliche oder die gleichen m. W. für verschiedene farbige Strahlungen wie bei Erwachsenen.

Aus der vergleichenden Pupillenlehre sind die folgenden Befunde von allgemeinerem Interesse. Unter den Säugern zeigt der Affe am Pupilloskop ähnliches oder gleiches Verhalten wie der Mensch, Hund, Katze, Kaninchen zeigen

Tabelle 2¹.

	Mensch normal	Relativ blau- sichtiger Rot- grünblinder (Rotblinder)	Total Farbenblinder	Affe	Tagvogel (Tauben)
Rot	9–11	1,5–2,2	$< 0,6$	7–11	7,3–9,3
Blau	1,5–2,5	2–3	9,9–11,8	2–3	0,8–0,9
	Nachtvogel (Ohreule)	Hund	Katze	Kaninchen	Sepia
Rot	0,9–1,1	2	0,8–1,5	$< 1,2$	$< 0,6$
Blau	7,4–8,8	4,5–6	3,5–5,4	7,3–10,4	9,3–11,8

¹ Für diese Versuche wurde ein anderes Rot benutzt wie für Tabelle 1.

verhältnismäßig niedrige m. W. für Rot, verhältnismäßig hohe für Blau. Dies entspricht der Auffassung, daß die genannten Säuger zwar auch Farben sehen, aber wesentlich weniger gesättigt, als wir sie bei hohen Lichtstärken sehen.

Bei Tagvögeln fand ich die pupillomotorischen Werte für Rot und Gelb jenen beim Menschen ähnlich oder gleich, dagegen die für Blaugrün und Blau außerordentlich niedrig und niedriger als bei allen anderen Tieren. Dies entspricht der von mir schon früher mit Hilfe von Fütterungsmethoden festgestellten Tatsache, daß das Blau für den Tagvogel einen äußerst geringen Helligkeitswert hat, was seine Erklärung in der Vorlagerung roter und gelber Ölkugeln vor die lichtempfindliche Netzhautschicht findet. (S. 177.)

Bei den Nachtvögeln sind die motorischen Werte für Rot noch kleiner, als beim rotblinden Menschen, aber merklich größer als beim total Farbenblinden. Die m. W. für Blau sind größer als beim Normalen, aber etwas kleiner als beim total farbenblinden Menschen. Diese Befunde entsprechen der Tatsache, daß die Netzhaut der Nachtvögel nicht, wie mehrfach irrig angegeben wird, *lediglich* Stäbchen enthält, sondern eine nicht ganz kleine Zahl von Zapfen führt. Beim Eulenaugen fand ich schätzungsweise über eine Million (beim Menschen wird ihre Zahl auf ca. 7 Millionen geschätzt); so stehen unsere Messungen mit der Annahme in Einklang, daß die fraglichen Nachtvögel nicht total farbenblind sind, daß ihnen aber die farbigen Lichter auch bei hohen Lichtstärken und entsprechender Helladaptation sehr viel mehr mit Grau verhüllt erscheinen als uns unter gleichen Bedingungen. Die Wechselverengerung fand ich bei Tauben sehr lebhaft, bei Ohreneulen fehlte sie entweder vollständig oder schien nur eben andeutungsweise vorhanden zu sein.

Unter den Wirbellosen findet sich nur bei Cephalopoden ein reflektorisches Pupillenspiel auf Licht. Es eignet sich für genauere Untersuchungen besonders gut, da schon auf sehr geringe Lichtstärkenunterschiede lebhaftes Pupillenspiel erfolgt. Zahlreiche pupilloskopische Messungen an verschiedenen Kopffüßern ergaben mir übereinstimmend für die verschiedenen farbigen Lichter nahezu genau die gleichen motorischen Werte, wie für den total farbenblinden Menschen; ferner erhielt ich bei sehr hohen Lichtstärken die gleichen motorischen Werte, wie bei den geringsten, von mir benützten, deren Stärke ungefähr $\frac{1}{720}$ der höchsten betrug. Mit anderen Worten: auch hier fehlt, wie beim total farbenblinden Menschen ein pupillomotorisches PURKINJESCHES Phänomen. Drittens fehlt bei den Cephalopoden auch die Wechselverengerung. Diese weitgehende Übereinstimmung zwischen dem Pupillenspiel der Kopffüßer und jenem des total farbenblinden Menschen ist eine besonders eindringliche Bestätigung der von mir früher auf ganz anderem Wege gefundenen Tatsache, daß die Sehqualitäten der Cephalopoden jenen des total farbenblinden Menschen ähnlich oder gleich sind.

Endlich sei noch kurz darauf hingewiesen, daß das Pupilloskop sich nicht nur zur Untersuchung von Tieren mit reflektorischem Pupillenspiel eignet, sondern auch zur Lichtsinnprüfung zahlreicher niederer Tierarten, die auf Lichtstärkenunterschiede charakteristische Reaktionen zeigen. Es besteht keine *prinzipielle* Verschiedenheit zwischen dem Lichtreflex, der im Spiele der Pupillennuskeln zum Ausdruck kommt, und jenem, der bei niederen Tieren zur Kontraktion bestimmter Körpermuskeln führt. Hier wie dort handelt es sich um zweckmäßige Reaktionen, die unter dem Einflusse bestimmter Strahlungen mittels jener durch das Auge vermittelten Reflexe zustande kommen. In der Tat hat auch das Prinzip der plötzlichen *Belichtungsänderung*, das sich beim Studium des Pupillenspieles so gut bewährt, mir bei Untersuchung jener niederen Tiere, wo es bisher noch nie zur Anwendung gekommen war, gute Dienste geleistet

und mich nach vielen Richtungen gefördert. Hier genüge nur ein Beispiel: verschiedene Krebsarten machen schon bei sehr geringer Lichtstärkenabnahme von 1 auf 0,95 charakteristische Schwimmbewegungen, nicht aber bei Lichtstärkenzunahme; bestimmte marine Röhrenwürmer ziehen sich bei so kleiner Lichtstärkenabnahme blitzschnell in ihre Röhren zurück usw. Läßt man nun mittels des Pupilloskops in raschem Wechsel eine bestimmte farbige und eine farblose Strahlung von kontinuierlich variabler Stärke auf die Tiere wirken, so läßt sich vielfach ebenso genau wie für unser eigenes Auge feststellen, welche von den beiden Strahlungen für die Tiere den größeren Helligkeitswert hat; es ergab sich für *alle* bisher in der geschilderten Weise pupilloskopierten Wirbellosen, daß die motorischen Werte *hier jenen beim total farbenblinden Menschen ähnlich bzw. genau gleich, dagegen von jenen beim normalen und partiell farbenblinden Menschen in ganz charakteristischer Weise verschieden sind*. Damit erledigt sich ein großer Teil der noch immer verbreiteten Angaben über Farbensinn bei diesen Wirbellosen. Auch das Prinzip der Gleichungen läßt sich am Pupillooskop leicht, z. B. zur Untersuchung solcher niederen Tiere verwenden, die stets zum Lichte gehen oder vom Lichte wegstechen bzw. fliegen oder schwimmen (Raupen, Bienen, Krebse usw.). Auch hier führen die in mannigfacher Weise variierten Pupillokopmessungen zu dem gleichen Ergebnisse wie früher die Untersuchung des Verhalten bei plötzlichem Belichtungswechsel.

Chemie der Linse. Presbyopie. Star.

Von

A. JESS

Gießen.

Mit 3 Abbildungen.

Chemie der Linse.

Die *Linse* des Auges ist ein ungewöhnlich *eieiweißreiches* Organ, übertrifft sie doch mit durchschnittlich etwa 35 % Eiweiß sämtliche anderen Organe des menschlichen Körpers. Der Gehalt an *Fetten* und *Lipoiden* verschwindet demgegenüber mit etwa 0,5 %, die Menge anorganischer Substanz hält sich ungefähr in den gleichen Grenzen. Es ist aber dabei zu bemerken, daß größere Unterschiede in den verschiedenen Lebensaltern bestehen. Die Linse des Neugeborenen ist erheblich wasserreicher als die des Erwachsenen oder gar des alternden Menschen, und zwar nimmt der Wassergehalt in offenbar sehr gleichmäßiger Weise ab. Da es undurchführbar ist, normale *menschliche* Linsen sogleich nach dem Tode in größerer Anzahl zu untersuchen, nach längerer Zeit aber die schnell eintretenden postmortalen Veränderungen die Mengenverhältnisse stören, habe ich¹ seinerzeit an Serien lebensfrischer Kalbs- und Rinderlinsen den *Eieiweiß*gehalt im steigenden Alter verfolgt. Es ergab sich, daß er von 32 % bald nach der Geburt bis zu 37 % im hohen Alter steigt, daß der Wassergehalt entsprechend abnimmt. Diese Wasserabnahme ist aber nur eine relative. Da nämlich die Linse als epitheliales Organ während des ganzen Lebens bis ins höchste Alter hinein durch das ständige Auswachsen der äquatorialen Epithelzellen zu Linsenfaser an Größe und Dicke zunimmt, steigt der absolute Gehalt an Wasser ebenso wie der an Eiweiß. Nur die Verhältnisse beider zueinander erfahren eine Verschiebung. Dies kommt anatomisch als Linsensklerose, funktionell als Abnahme der Akkommodationsbreite zum Ausdruck.

Man kann nach dem Vorgang von KARL TH. MÖRNER², der sich mit den Eiweißsubstanzen der Linse seinerzeit eingehend beschäftigte, das Linseneiweiß leicht in drei Fraktionen zerlegen, welche sich charakteristisch voneinander unterscheiden. Löst man die von der Kapsel befreiten Linsen in Wasser oder physiologischer Kochsalzlösung auf, so geht nur etwa die Hälfte in Lösung. Der unlösliche Teil, der auch nach sorgfältiger Extraktion der mit Seesand verriebenen Linsensubstanz zurückbleibt, wurde *Albumoid* genannt. Diese wasserunlösliche Fraktion kann in 0,05–0,1 % Kalilauge gelöst und aus der Lösung durch Neutralisieren oder Ansäuern mit verdünnter Essigsäure voll-

¹ JESS, A.: Z. Biol. 61.

² MÖRNER, KARL TH.: Hoppe-Seylers Z. 18, 61.

kommen wieder ausgefällt werden. Man erhält dann ein lockeres Pulver, welches dieselbe elementare Zusammensetzung zeigt wie die ursprünglichen wasserunlöslichen Bestandteile der Linsenfasern. Gewiß kann man nicht behaupten, hier nun einen einheitlichen Eiweißkörper vor sich zu haben, es kann sich immer noch um ein Gemisch verschiedener Eiweißarten handeln, denen lediglich ihre Unlöslichkeit in Wasser- und Salzlösungen gemeinsam ist. Aus praktischen Gründen, und solange uns nicht einwandfreie Methoden zur Gewinnung wirklich einheitlicher Eiweißkörper zur Verfügung stehen, müssen wir aber vorläufig bei der von MÖRNER eingeführten Trennung und Benennung der aus der Linse zu gewinnenden Eiweißfraktionen bleiben. Aus dem in Lösung gegangenen Eiweiß isolierte MÖRNER zwei weitere Fraktionen, die sich durch Magnesiumsulfat vollständig ausfällen ließen und die er deshalb trotz ihrer Wasserlöslichkeit zu den Globulinen zählte. Die Trennung dieser beiden Eiweißfraktionen, die er α - und β -Krystallin nannte, war ohne Schwierigkeiten zu bewerkstelligen, da das α -Krystallin durch Essigsäure leicht, das β -Krystallin dagegen schwerer ausgefällt wird. Außerdem zeigte sich, daß das α -Krystallin vorwiegend in der Rinde, daß β -Krystallin aber hauptsächlich in den zentralen Partien der Linse zu finden ist.

Das α -Krystallin erhält man, wenn man einen filtrierten Wasserextrakt der äußeren Linsenschichten allmählich mit 0,02—0,04% Essigsäure versetzt, bis eine feinflockige Fällung eintritt, die abfiltriert wird. Das β -Krystallin gewinnt man aus dem Filtrat einer Linsenaufschwemmung, zu der möglichst nur die inneren Linsenpartien verwandt wurden, und aus welchen auf die oben angegebene Weise das α -Krystallin entfernt ist, durch Ausfällen mit Magnesiumsulfat, einfacher noch durch Füllen mit Alkohol. Bei letzterer Methode wird allerdings ein in verschwindenden Mengen vorhandener albuminartiger Eiweißkörper mitgefällt, welcher für sich gewonnen werden kann, nachdem aus der Linseneiweißlösung die beiden Krystalline durch Magnesium gefällt wurden. Quantitative Bestimmungen MÖRNERs ergaben, daß von den 35% Eiweiß der Linsensubstanz 17% unlösliches Albumoid, 11% β -Krystallin, 6,8% α -Krystallin und 0,2% Albumin sind.

Die Elementaranalyse der drei hauptsächlichen Eiweißfraktionen ergab zum Teil bemerkenswerte Differenzen des Stickstoff- und Schwefelgehaltes:

	MÖRNER		JESS	
	N %	S %	N %	S %
Albumoid	16,62	0,79	16,34	0,87
α -Krystallin	16,68	0,56	16,46	0,68
β -Krystallin	17,04	1,27	17,0	1,34

Auf die Darstellung und Elementaranalyse des nur spurweise vorhandenen Albumins mußte verzichtet werden.

Auch für die sog. Krystalline gilt das für das Albumoid oben Gesagte, es ist nicht sicher, ob diesen beiden Fraktionen wirklich je einen *einheitlichen* Eiweißkörper darstellen. — Die von MÖRNER gefundenen Anteile löslichen und unlöslichen Eiweißes stellen *Durchschnittswerte* dar, wie sie bei gemeinsamer Verarbeitung einer größeren Menge von Linsen verschiedenen Alters sich ergeben. Untersucht man *einzelne* Linsen auf ihren Gehalt an löslichen und unlöslichen Eiweißkörpern, so erhält man stark differierende Zahlen, je nach dem Lebensalter. Je jünger die Linse, um so mehr ihres Eiweißes läßt sich in Wasser und physiologischer Kochsalzlösung auflösen, je älter sie ist, um so reicher zeigt sie sich an wasserunlöslichem Albumoid. So ändert sich z. B. das Verhältnis des

löslichen zum unlöslichen Linseneiweiß von etwa 80:20% in einer Kalbslinse bis auf 40:60% in der Linse eines alten Rinderauges.

Über den Gehalt der normalen Linse an Fetten und Lipoiden schwanken die Angaben der Autoren. LAPTSCHINSKY¹ fand im Alkoholextrakt der Linse 0,37%, HOPPE-SEYLER² 0,52%. KÜHNE³ gar 2% für Fett mit Spuren von Cholesterin. MICHEL und WAGNER⁴ nahmen eine Vermehrung von Fett und Cholesterin in *alten* Linsen an. GROSS⁵ konnte keinen wesentlichen Unterschied finden zwischen den Linsen junger Kälber und alter Rinder, von denen jedesmal eine größere Menge auf einmal untersucht wurde. Nach ihm schwankte der Gehalt an *ätherlöslichen Substanzen* bei ersteren zwischen 0,47 und 0,99%, bei letzteren zwischen 0,47 und 0,76%, der Cholesteringehalt zwischen 0,12 und 0,42% bzw. 0,19 und 0,43%. Meine eigenen Untersuchungen der ätherlöslichen Substanzen normaler Rinderlinsen verschiedensten Alters, zum großen Teil Paare, von denen jede Linse für sich geprüft wurde, bestätigten die Angaben von GROSS. Der Durchschnittsgehalt an ätherischen Substanzen betrug in jungen *und* alten Linsen etwa 0,30%. Bemerkenswert war allerdings, daß die Cholesterinprobe nach SALKOWSKY mit dem Extrakt junger Linsen negativ, mit dem älterer positiv, bei den ältesten Linsen stark positiv ausfiel. GOLDSCHMIDT⁶ ist aber neuerdings bei vorsichtiger Trocknung des Materials nicht über 37° und bei fraktionierter Extraktion mit Alkhol. Petroläther-Aceton-Benzol zu dem Schluß gekommen, daß der Hauptteil der Lipoide mit steigendem Alter eine Zunahme erfahre.

Über den Gehalt normaler Linsen an anorganischen Substanzen liegen eine Anzahl älterer Angaben vor (KÜHNE, HOPPE-SEYLER, LAPTSCHINSKY), welche Schwankungen von 0,5–0,7% des Linsengewichtes erkennen lassen. Nach meinen Untersuchungen ergaben sich leichte Differenzen zwischen dem Aschengehalt jüngerer und älterer Linsen. Auch BURGE⁷ fand, daß der Aschengehalt der Linse des Embryo geringer ist als der alternder Linsen. Rechnet man seine Zahlen, die sich auf das Trockengewicht der Linsen beziehen unter Verwendung des von mir für junge und alte Linsen festgestellten Wassergehaltes auf die Gesamtlinse um, so ergeben sich für die Embryonenlinse 0,5%, für die erwachsene menschliche Linse 0,8% Aschengehalt, für die normale Linse eines ausgewachsenen Schweines 0,86% des Totalgewichtes. Auf die qualitative Zusammensetzung der Asche wird unten bei Besprechung der kataraktösen Linse zurückzukommen sein.

Eine wichtige Veränderung der normalen menschlichen Linse während des Lebens ist die Zunahme ihrer Färbung. Während die Linse des Neugeborenen auf weißer Unterlage einen ganz leicht gelblichen Ton zeigt, färbt sie sich mit steigendem Alter immer intensiver. Der Kern wird dunkelgelb, schließlich sogar bräunlichgelb, nur die Corticalis bewahrt eine mehr hellgelbe Färbung. Es kommen hier hochgradige individuelle Verschiedenheiten vor, so daß die Linse eines 40jährigen unter Umständen einen dunkelbraunen, die eines 60jährigen aber noch einen hellgelben Ton aufweisen kann, im allgemeinen ist aber die Linse um so intensiver gefärbt, je älter sie ist. Für das Farbensehen ist diese Gelbfärbung der Linse von besonderer Bedeutung, da durch sie ein verschiedener Grad von Blaublindheit bedingt ist, der bei Malern und Färbern störend werden

¹ LAPTSCHINSKY: Pfügers Arch. **13**, 631.

² HOPPE-SEYLER: Lehrbuch d. chem. Analyse 5. Aufl., S. 275.

³ KÜHNE: Lehrbuch d. physiol. Chem. **1886**, 409.

⁴ MICHEL u. WAGNER: Graefes Arch. **32** II, 155.

⁵ GROSS: Beiträge zur Linsenchemie. Arch. Augenheilk. **57**, 58.

⁶ GOLDSCHMIDT: Tag. d. Ophthalm. Ges. **1921**, 202.

⁷ BURGE: Graefes Arch. **38**, Nr 5. Ref. Arch. Augenheilk. **66**, 209.

kann. v. HESS hat einen sinnreichen Apparat zur „Xanthometrie“ der lebenden Linse angegeben, welcher die von der Gelbfärbung abhängige Durchlässigkeit für blaue Strahlen zu bestimmen gestattet¹.

Presbyopie.

Die Fähigkeit der Linse, bei der Akkommodation ihre Gestalt zu verändern, sich mehr der Kugelform zu nähern, nimmt mit dem Alter ständig ab. Der Linsenkern, der in den ersten Jahren sich nur wenig in seiner Konsistenz von den Rindenpartien unterscheidet, wird immer härter und vergrößert sich von Jahr zu Jahr. Man bezeichnet diesen Vorgang als Linsensklerose. Er bedeutet trotz

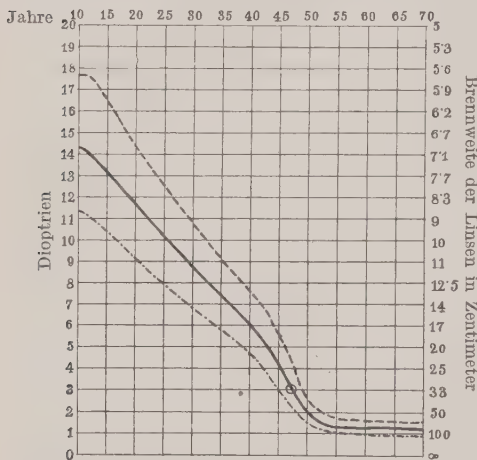


Abb. 87. Absolute Akkommodationsbreite in den verschiedenen Lebensaltern nach DONDEES, richtiggestellt von DUANE. Die Abszissen geben die Lebensalter, die Ordinaten die absoluten Akkommodationsbreiten an, nämlich in der linken Zahlenreihe die Stärken jener Konvexlinsen, welche in 13 mm Abstand vom Hornhautscheitel die ganze Akkommodation zu ersetzen vermöchten. Die wirklichen Nahepunktabstände können also gefunden werden, wenn man zu den rechtsstehenden Brennweiten dieser Linsen noch diesen Glasabstand, d. h. je 13 mm hinzurechnet. Der einzelne Untersucher kann begreiflicherweise nicht den Gang der Akkommodationsbreite bei einem und demselben Individuum von der Jugend bis zum Greisenalter verfolgen. Der Gang der Akkommodationsbreite kann daher nur gefunden werden, indem man diese bei einer großen Zahl von Personen mit normalen Augen aus verschiedenen Lebensaltern bestimmt und das Mittel aus den Beobachtungen nimmt. Dieses wird durch die ausgezogene Linie dargestellt. Die obere und untere punktierte Linie geben die geringste und größte Entfernung des Nahepunktes an, welche bei den einzelnen Fällen gefunden worden war; sie zeigt also die Grenzen an, innerhalb welcher die Lage des Nahepunktes noch als normal angesehen werden darf. Der Ring bezeichnet die künstlich gesetzte Grenze der Presbyopie. (Nach FUCHS-SALZMANN.)

der Funktionsstörung, welche er bedingt, eine gewisse Zweckmäßigkeit. Da die Linse als epitheliales Organ, wie wir oben gesehen haben, während des ganzen Lebens in ihrem Wachstum nicht haltmacht, da aber andererseits ihr die Möglichkeit fehlt, wie die Haare und Nägel die ältesten Zellen immer wieder abzustößen, müßte ihr Umfang schließlich derartig zunehmen, daß Raumbeengungen im Auge die Folge wären. Einer solchen extremen Vergrößerung des Organs wird nun entgegengearbeitet dadurch, daß die zentralen Fasern immer fester sich aneinanderlegen und unter Wasserabgabe an Dicke verlieren. Ihre Konturen gehen im mikroskopischen Bilde schließlich mehr oder weniger verloren, so daß die inneren Schichten alter Linsen zu einem homogenen Medium werden, das kaum noch eine konzentrische Schichtung erkennen läßt. Offenbar werden aber die zentralen Fasern nicht nur ärmer an Wasser, sondern auch an löslichem Eiweiß, woraus es sich erklärt, daß das Verhältnis des wasserlöslichen zum wasserunlöslichen Linseneiweiß sich immer mehr zugunsten des letzteren verändert. Diese Veränderungen bedingen einen Verlust der Linse an Elastizität, so daß trotz erhaltener Funktion der Ciliarmuskeln die zum Sehen in der Nähe notwendige Zunahme der Linsenwölbung unmöglich wird.

Wenn diese Linsenverdichtung oder Linsensklerose auch im allgemeinen mit großer Gleichmäßigkeit in allen Augen sich allmählich zu steigern scheint, so kommen doch individuelle Unterschiede vor, welche leichte Differenzen in der Akkommodationsfähigkeit bei Leuten des gleichen Alters und im Auftreten der *Presbyopie* oder Alterssichtigkeit bedingen. Als solche bezeichnen wir die

¹ v. HESS: Arch. Augenheilk. 63, 2; 64, 3.

Unfähigkeit, das Auge durch Zunahme der Linsenwölbung auf die zur Nahearbeit und zum Lesen übliche Entfernung von 30—35 cm einzustellen. Hierzu ist eine Erhöhung der Linsenbrechkraft um 3 Dioptrien nötig, und da, wie nebenstehende Tabelle zeigt, im allgemeinen bald nach dem 45. Lebensjahr die Linsensklerose soweit fortgeschritten ist, daß diese 3 Dioptrien nicht mehr aufgebracht werden können, beginnt von diesem Zeitpunkt an bei den meisten Menschen, jedenfalls soweit sie emmetrop sind, die Notwendigkeit, sich beim Sehen in der Nähe unterstützender Konvexgläser zu bedienen (s. Abb. 87).

Star (Katarakt).

Zeigt die sonst, mit Ausnahme minimaler Pünktchen oder Fleckchen, *glas-klare* Linse makroskopisch erkennbare *Trübungen*, so sprechen wir von Starbildung oder Katarakt. Die erste Bezeichnung leitet sich her von dem althochdeutschen Wort „starablint“, in welchem der Stamm des Wortes „starren“ enthalten ist, der zweite Ausdruck verdankt seine Entstehung der irrigen Auffassung der Alten, die in der Pupille sichtbare graue Trübung sei durch eine vor die Linse sich *herabsenkende* Flüssigkeit bedingt.

Starbildungen kommen als angeborene oder in den ersten Lebensjahren erworbene Erscheinungen in den mannigfachsten Formen vor (Cat. punctata, polaris ant. et post., pyramidalis, fusiformis, zonularis, totalis usw.). Hier spielen Vererbung, Störungen bei der Abschnürung des Linsenbläschens, Intoxikationen, Erkrankungen des endokrinen Systems (Epithelkörperchen-Tetanie), vielleicht auch allgemeine Ernährungsstörungen eine Rolle. Bei den sich in späteren Jahren langsam oder schneller entwickelnden Linsentrübungen hat man zu unterscheiden zwischen den durch konstitutionelle Erkrankungen sekundär bedingten Staren, als deren typischster Vertreter der Zuckerstar zu gelten hat, den Verletzungsstaren, den sog. komplizierten Staren bei intraokularen Erkrankungen und den senilen und präsenilen Katarakten, welche als lokale senile Involutionen wie andre Alterserscheinungen bei dem einen früher, bei dem andern später sich einstellen. Experimentell lassen sich Linsentrübungen bei Tieren erzielen durch Verfüttern von Naphthalin und Thallium und durch den elektrischen Strom. Auf Morphologie und klinischen Verlauf der verschiedenen Starformen soll hier nicht eingegangen, auch können die zahlreichen Theorien der Kataraktgenese nicht erörtert werden, es sei nur kurz vom physiologisch-chemischen Standpunkt hervorgehoben, welche Veränderungen nach unserem heutigen Wissen bei der Umwandlung der klaren Linsenfasern in getrübe eine Rolle spielen.

Gelegentliche frühere Versuche, *chemische* Unterschiede zwischen klaren und getrüben Linsen aufzufinden, hatten zu sehr widersprechenden Resultaten geführt. Bei dem geringen Material, welches *eine* kataraktöse *menschliche* Linse liefert, sind quantitative Untersuchungen schwierig durchzuführen, vor allem aber ist es natürlich zwecklos, auf die übliche Weise *aus der Kapsel* entbundene Starlinsen einzeln oder zusammen zu quantitativen Bestimmungen zu verwenden. Die ganz unkontrollierbaren Verluste an Rindensubstanz, welche nach der Art des Stares sehr verschieden ausfallen, verhindern jede quantitative Analyse organischer oder anorganischer Bestandteile. Alle an solchem Material ausgeführten Versuche bedürfen keiner Erwähnung.

Im Jahre 1912 stellte V. REIS¹ fest, daß *kataraktöse* Linsen sich nicht wie normale Linsen (ARNOLD²) mit Nitroprussidnatrium und Ammoniak rot färben. Diese für freie Sulfhydrylgruppen charakteristische Farbreaktion geben viele tierische und pflanzliche Eiweißstoffe, und man bezieht sie auf das Vorhanden-

¹ REIS, V.: Graefes Arch. **80**, 588.

² ARNOLD: Z. physiol. Chem. **70**.

sein von Cystein, welches mit seiner freien SH-Gruppe als einziger Eiweißbaustein die Reaktion (NPR) gibt. Meine Nachprüfungen bestätigten diese Ergebnisse. Am besten kann man sich nach meinen Erfahrungen den Ausfall der Reaktion klarmachen, wenn man die zu untersuchenden Linsen auf dem Gefriermikrotom einfriert, schneidet und die Schnittfläche mit 4% Nitroprussidnatriumlösung und einigen Tropfen Ammoniak benetzt. Während klare Linsen überall sofort eine intensive gleichmäßige dunkelrote Trübung annehmen, bleibt bei senil kataraktösen Linsen die Rotfärbung in den getrübbten Teilen aus (siehe Abb. 88a—c). Nur die Rindenschichten färben sich noch rot, je fortgeschrittener



a) Normale Linse. b) Cat. nond. mat. c) Cat. mat. d) Butzenscheibenkatarakt.

Abb. 88a—d. Nitroprussidnatrium-Ammoniak-Reaktion in Starlinsen. Die Schwarzpartien entsprechend der Rotfärbung des Linseneiweißes.

aber die Startrübung ist, um so schmäler ist der rote Rand. Bei einer sog. Butzenscheibenkatarakt (Abb. 88d) fand ich die scharf umschriebene getrübbte Kernpartie intensiv weißbleibend, alle anderen Linsenschichten leuchtend rot. Beim Wundstar und auch beim experimentellen Naphthalinstar wurde die im frischen Stadium noch überall vorhandene Rotfärbung auch schließlich negativ, und zwar verlor sich die Reaktion entweder vom Zentrum aus oder gelegentlich auch von einer intermediären Zone nach innen und außen allmählich.

Stark sklerosierte, senile, zwar bernsteingelbe, aber doch noch durchsichtige Linsen von Mensch und Tier gaben in allen Teilen intensive NPR, der negative Ausfall ging nur mit regelrechten kataraktösen Trübungen einher.

Meine Untersuchungen der nach MÖRNER isolierten Eiweißfraktionen der Linse ergaben, daß das Albumoid, der wasserunlösliche Anteil, die Reaktion *nicht* zeigt, daß das sog. α -Krystallin schwache, das β -Krystallin aber äußerst intensive NPR erkennen läßt¹. Dieser Befund war bei Menschen- und Tierlinsen der gleiche. Er legte die Vermutung nahe, daß die kataraktöse Trübung der Linse einhergehe entweder mit dem Verschwinden der Krystalline, insbesondere des β -Krystallins aus der Linse oder mit einer *Umwandlung* dieser Eiweißarten in das wasserunlösliche Albumoid. Quantitative Bestimmungen der wasserlöslichen Anteile und des Albumoids, die, wie vorher an zahlreichen normalen Rinderlinsen verschiedenen Alters, auch an *senil* kataraktösen Linsen alter Kühe durchgeführt wurden, zeigten nun einwandfrei, daß nicht nur eine Abnahme der Krystalline, sondern auch teilweise eine absolute Vermehrung des Gehaltes an Albumoid stattgefunden hatte. Die größere Substanzmenge der Rinderlinsen erlaubte in *einzelnen* Linsen diese Verhältnisse klarzulegen, was bei den um das 10fache kleineren menschlichen Linsen kaum durchführbar schien. Im einzelnen ergaben die Analysen der *senil kataraktösen* Linsen, verglichen mit den zugehörigen oder gleichaltrigen normalen Rinderlinsen, folgende Resultate:

Das *Gewicht* der Starlinsen war stets vermindert. Die Gewichtsabnahme schwankte zwischen 15 und 42%. Der *Gesamteiweißgehalt* war stets, und zwar um 13—37% gesunken. Das *lösliche Eiweiß* war im höchsten Grade verringert um 27—59%. Das *Albumoid* zeigte sich in einem Kataraktpaar vermindert um 15—19%, *in drei Starren*, dagegen *erheblich vermehrt* (11—26%). Der Wasser-

¹ Arch. Augenheilk. 71, 259.

gehalt hatte um 14—50% abgenommen, seine Abnahme übertraf in der Regel die des Gesamteiweißes um einige Prozent. Abb. 89 veranschaulicht in schematischer Weise diese Verhältnisse und läßt die *Abnahme* des Gewichtes, des Wasser- und Gesamteiweißgehaltes erkennen, welche Abnahme auf Kosten des *löslichen* Eiweißes erfolgt, während das Albumoid sich sogar vermehrt haben kann.

Im Gegensatz hierzu war bei *traumatischen* Staren stets nur eine Abnahme an löslichem und unlöslichem Eiweiß, jedoch *keine Vermehrung des Albumoids* festzustellen.

Das Ausbleiben der NPR in den senilen Katarakt glaubte ich demnach durch den Verlust der cysteinhaltigen Krystalline erklären zu dürfen, in der Annahme, daß sie zum Teil aus der Linse austräten, zum Teil aber auch in das cysteinfreie Albumoid umgewandelt würden; den in alten traumatischen Staren ebenfalls negativen Ausfall der NPR bezog ich lediglich auf totale Resorption der Krystalline.

In Anbetracht dieser Verhältnisse schien es mir nicht nur von theoretischem Interesse, die Zusammensetzung der einzelnen nach MÖRNER aus der Linse zu gewinnenden Eiweißfraktionen mit den zur Zeit besten uns zur Verfügung stehenden Methoden klarzustellen. Mit Hilfe der EMIL FISCHERSchen und der KOSSEL-KUTSCHERSchen Methoden ergaben sich folgende Werte für die einzelnen Eiweißbausteine:

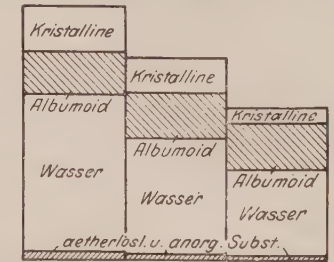


Abb. 89. Mengenverhältnis des Wassers und der Eiweißfraktionen in der normalen und in kataraktösen Linsen.

	α -Krystallin	β -Krystallin	Albumoid
1 Glykokoll	0	0	0
2 Alanin	3,6	2,6	0,8
3 Valin	0,9	2,1	0,2
4 Leucin und Isomere	5,7	2,8	5,3
5 Asparaginsäure	1,2	0,4	0,5
6 Glutaminsäure	3,6	2,7	4,6
7 Tyrosin	3,5	3,7	3,6
8 Prolin	1,8	1,4	1,9
9 Phenylalanin	5,5	4,1	4,6
10 Serin	+	+	+
11 Tryptophan	+	+	+
12 Cystin	2,3	4,9	3,1
Cystein			
13 Histidin	3,6	2,6	2,7
14 Arginin	7,8	7,5	10,3
15 Lysin	3,7	4,6	3,8
16 Ammoniak	7,1	11,4	6,0
17 Melanin	1,1	0,1	0,6

Da die Hydrolysen aller drei Eiweißfraktionen nebeneinander resp. unmittelbar nacheinander unter den gleichen Verhältnissen durchgeführt wurden, dürfte es wohl gestattet sein, diese Zahlen *vergleichend* zu betrachten, wobei man sich allerdings vor Augen zu halten hat, daß insbesondere die Estermethode keine genauen quantitativen Untersuchungen ermöglicht. Serin und Tryptophan konnten nur qualitativ festgestellt werden, letzteres schien nach der Stärke der Bromreaktion in allen drei Eiweißfraktionen in gleicher Menge vertreten zu sein. Bemerkenswert ist, daß Glykokoll in der Linse völlig fehlt, daß Valin und Alanin im Albumoid, der wasserunlöslichen und in der Starlinse vorherrschenden Eiweißfraktion entschieden spärlicher, Arginin dagegen reichlicher

gefunden wurde. Das β -Krystallin schien etwas mehr Valin, weniger Leucin zu besitzen. Die Zahlen für Cystin und Cystein sind nach dem Schwefelgehalt der Fraktion berechnet und nur unter Vorbehalt mitgeteilt, da ja nicht aller Schwefel eines Proteins in Cystin- oder Cysteinbindung vorhanden zu sein braucht, wenngleich diese Bausteine bisher allein als schwefelhaltige bekannt sind. Bemerkenswert ist die geringe Menge bei der Hydrolyse sich bildenden Melanins beim β -Krystallin. Wenn man die nach ABDERHALDEN zu erstrebende Einteilung der Eiweißkörper *nach ihren Bausteinen* auf unsere Proteine anwenden will, hätte man die beiden Krystalline der Linse jedenfalls zu den Albuminen zu rechnen, da sie wasserlöslich sind, *kein* Glykokoll, etwa 15% Arginin, Lysin und Histidin und demnach 85% Monoaminosäuren besitzen. Das Albumoid, welches bisher zu den Gerüsteiweißen oder Protenoiden gerechnet wurde, paßt jedenfalls nicht in diese Gruppe, deren Vertreter fast ausschließlich aus Monoaminosäuren bestehen und dabei besonders reich an Glykokoll sind, weshalb für sie auch der Name Glycinamine vorgeschlagen wurde.

Wenn es sich bei der Verwandlung der *klaren* Linsensubstanz in *getrübt* um einen fermentativen Zerfallsprozeß handelt, wie es wiederholt vermutet wurde (HOFFMANN¹, CLAPP², GOLDSCHMIDT³), und wie es durchaus nicht unwahrscheinlich ist, so würde man annehmen dürfen, daß die beiden Krystalline der Linse, die nach meinen Untersuchungen aus der kataraktösen Linse verschwinden, schneller und leichter der Fermentwirkung zum Opfer fallen und daß in den destruierten Linsenfasern vorwiegend das Albumoid zurückbleibt. Ob allerdings auch eine direkte Umwandlung der Krystalline in das Albumoid möglich ist, wie man nach den oben angeführten Ergebnissen der quantitativen Bestimmung des löslichen und des unlöslichen Eiweiß einzelner Katarakte erwarten könnte, ist schwer zu entscheiden. Der Vorstellung, daß etwa durch Abspaltung bestimmter Bausteine aus den Krystallinen das Albumoid entstehen könnte, steht außer sonstigen Bedenken auch die Tatsache entgegen, daß das Albumoid zwar ärmer an Valin und Alanin, dafür aber wiederum reicher an Arginin gefunden wurde.

BOURDON COOPER⁴ fand wiederholt sowohl im Kammerwasser starkkranker Augen als auch innerhalb der erkrankten Linse Tyrosinkrystalle, woraus er auf einen hydrolytischen Linsenzerfall schließt, auch machte er darauf aufmerksam, daß die schwarze Farbe der sog. Cataracta brunescens wahrscheinlich durch Melaninbildung infolge einer Oxydation des Tyrosins zu erklären sei.

GOLDSCHMIDT⁵ hat verschiedentlich das Problem der inneren Atmung der Linse in Zusammenhang mit dem Vorhandensein des Cysteins erörtert. In Übertragung der Arbeiten von HOPKINS⁶ auf das Linseneiweiß gelang es ihm neuerdings, das „Glutathion“, die Verbindung von Glutaminsäure und Cystein, welche HOPKINS aus Hefe, Leber und Muskel isolierte, auch aus der Rinderlinse zu gewinnen. Ähnlich wie HOPKINS im Muskel, stellte GOLDSCHMIDT in der Rinderlinse fest, daß nach Entfernung des Glutathions aus dem Linseneiweiß durch Extraktion mit Wasser oder $\frac{1}{10}$ -n-H₂SO₄ das Eiweiß noch stark Nitroprussidnatriumreaktion (NPR) gibt. Aus bestimmten Versuchen schließt er auf eine biologisch verschiedene Bedeutung des Cysteins des Glutathions und des im Eiweißmolekül gebundenen, einem thermostabilen Reduktionssystem

¹ HOFFMANN: Münch. med. Wschr. **1913**, 584.

² CLAPP: Amer. J. Ophthalm. **7**, 131.

³ GOLDSCHMIDT: Graefes Arch. **88**, 405.

⁴ BOURDON COOPER: The ophthalm. rev. **1914**, 130.

⁵ GOLDSCHMIDT: Graefes Arch. **113 B**, 160 (1924).

⁶ HOPKINS: Biochem. J. **15**, 286, 1922; J. of biol. chem. **54**, 527 (1922).

angehörenden Cystein. Ferner fand GOLDSCHMIDT, daß beim Linseneiweiß in vitro die Reversibilität zwischen Reduktion und Oxydation und damit die innere Atmung durch die H-Ionenkonzentration entscheidend beeinflußt, durch Säuerung erschwert oder unmöglich gemacht wird. Er stellt zur Erwägung, ob eine, bisher allerdings noch nicht nachgewiesene Säuerung des Organs durch Verlangsamung der Oxydationsvorgänge den ersten Anstoß zur Starbildung gebe. Glutathionoxydation und Vernichtung des thermostabilen Reduktionssystems sollen dann die weitere Ausschaltung der inneren Atmung bedingen.

BOURDON-COOPER¹ fand allerdings die Wasserstoffionenkonzentration im Kammerwasser kataraktöser Augen mit kolorimetrischen Methoden niemals erhöht.

Über die anorganischen Bestandteile der normalen und kataraktösen Linse hat BURGE² neue bemerkenswerte Untersuchungen veröffentlicht, die gegenüber früheren Resultaten anderer Autoren Beachtung verdienen, weil sie an in der Kapsel extrahierten Linsen ausgeführt wurden. BURGE fand eine Herabsetzung des Kalium- und eine Vermehrung des Calciumgehaltes in der Asche von Starlinsen. Außerdem sollen die Stare der *Indier*, die auch klinische Besonderheiten bieten, auffallend reich an Silicaten gewesen sein. BURGE stellte nun fest, daß ultraviolette Strahlen normale Linsen in vitro erst zu trüben vermochten, wenn sie sich in Lösungen von Salzen befanden, welche in der Starlinse eine Vermehrung erfahren hatten. Desgleichen konnten an lebenden Fischen mit ultraviolettem Licht totale Katarakte erzeugt werden, wenn die Fische mehrere Wochen vorher in Wasser mit einem 0,1 proz. Natriumsilicatgehalt gelebt hatten; andere Fische aus normalem Wasser ließen bei gleicher Bestrahlung keine Linsentrübungen erkennen. Frösche, deren Wasser einen Zusatz von 0,8% Chlorcalcium erhalten hatte, zeigten nach Bestrahlung mit ultraviolettem Licht auffallende Veränderungen der Lider, die bei den Kontrolltieren ausblieben.

Diese Arbeiten, welche sorgfältige Nachprüfungen verdienen, weisen darauf hin, daß physiologisch-chemische und physikalisch-chemische Arbeitsmethoden und Gedankengänge die Kataraktforschung vielleicht noch einmal entscheidend beeinflussen können, nachdem lange Zeit klinische und pathologisch-anatomische Untersuchungen vorherrschend gewesen sind. Eine ausführliche Literaturübersicht über die Chemie des Augapfels findet sich bei STEINDORFF im Handbuch der Biochemie des Menschen und der Tiere Bd. IV., 3 Abt. von Oppenheimer (2. Aufl.).

¹ BOURDON-COOPER: Brit. J. of Ophthalm. 6, 385 (1922).

² BURGE: Graefes Arch. 47. Nr. 1.

Pharmakologische Wirkungen auf Iris und Ciliarmuskel.

Von

EDUARD GRAFE

Frankfurt a. M.

Mit 3 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

BRAUNSTEIN, E.: Zur Lehre von der Innervation der Pupillenbewegung. Wiesbaden 1894. — SCHULTZ, P.: Über die Wirkungsweise der Mydriatica u. Miotica. Arch. f. Physiol. **1898**, 47. — SCHULZ, H.: Die älteren und neueren Mydriatica, Miotica und Anaesthetica in der Augenheilkunde. Arch. Augenheilk. **40**, 125 (1900). — LEVINSON u. ARNDT: Über die Einwirkung der gebräuchlichsten Pupillenreagenzien auf patholog. Pupillen. Dtsch. Z. Nervenheilk. **20**, (1901). — UTHOFF, W.: Die Augenveränderungen bei Giften. Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilk. Leipzig: Engelmann 1901. — BACH, L.: Über Pupillenlehre. Berlin: S. Karger 1908. — HESS, C.: Die Refraktion und Akkommodation des menschlichen Auges und ihre Anomalien. Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilk., 3. Aufl. Leipzig: Engelmann 1910. — BUMKE, O.: Die Pupillenstörungen bei Geistes- und Nervenkrankheiten. (Physiologie und Pathologie der Irisbewegungen.) Jena: Gustav Fischer 1911. — LEWIN, L. u. H. GUILLERY: Die Wirkungen von Arzneimitteln und Giften auf das Auge **1** u. **2**, 2. Aufl. Berlin: A. Hirschwald 1913. — WILBRAND, H. u. A. SAENGER: Die Neurologie des Auges. Die Störungen der Akkommodation und der Pupillen **9**. München u. Wiesbaden: J. F. Bergmann 1922. — POULSON, E.: Lehrbuch der Pharmakologie. 6. Aufl. Leipzig: S. Hirzel; Kristiania: H. Aschehøng & Co. **1922**. — BÜRGI, E.: Über die pharmakologische Bedeutung der Arzneimischungen. Erg. inn. Med. **23**, 556—570 (1923). — STORM VAN LEEUWEN, W.: Physiologische Wertbestimmung von Giften und Giftkombinationen an Warmblütern und deren Organen. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden v. E. ABDERHALDEN. Abt. 4, Tl. 7, H. 5, Lfg 98. Berlin u. Wien: Urban & Schwarzenberg 1923. — Handbuch der experimentellen Pharmakologie. Hrsg. v. HEFFTER. **1**, 2, I; **2**, 1, II. Berlin: Julius Springer 1923—24. — STORM VAN LEEUWEN, W.: Über Antagonismus bei Giften. J. of Pharmacol. **24**, Nr 1, 21—24 (1924). — BEHR, C.: Die Lehre von den Pupillenbewegungen. Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilk. Berlin: Julius Springer 1924. — MÜLLER, L. R.: Die Lebensnerven. 2. erw. Aufl. Berlin: Julius Springer 1924. — MEYER, H. H. u. R. GOTTLEB: Die experimentelle Pharmakologie. 7. Aufl. Berlin u. Wien: Urban & Schwarzenberg 1925. — BACKMAN, E. L.: Über die Einwirkung einiger Pharmaka und Organextrakte auf autonom innervierte Organe. Erg. Physiol. **25**, 664—817 (1926). — ZONDEK, S.: Die Elektrolyte. Berlin: Julius Springer 1927. — SCHILF, E.: Das autonome Nervensystem. Leipzig: Georg Thieme 1926. — Klinisches Lehrbuch der Inkretologie und Inkretotherapie. (Augenteil bearb. von v. SCILY u. POOS.) Hrsg.: BAYER, G. u. R. v. D. VELDEN. Leipzig: Georg Thieme 1927. — FRÖHLICH, A.: Pharmakologie der vegetativen (autonomen) Nervensysteme. Handb. d. normalen u. pathol. Physiol. **10**, 1095. Berlin: Julius Springer 1927. — FRÖHLICH, A.: Pharmakologie des Zentralnervensystems. Handb. d. normalen u. pathol. Physiol. **10**, 1018. Berlin: Julius Springer 1927.

Einleitung.

Die inneren Augenmuskeln sind zum Studium pharmakologischer Wirkungen auf das vegetative (autonome) Nervensystem ein besonders geeignetes Beobachtungsobjekt. Die Innervation der Muskulatur durch den kranial-auto-

nomen Parasympathicus und den Sympathicus gestattet an der Pupille den Nerventonius abzulesen und am isolierten Organ bzw. Muskelpräparat sowie am Auge im Zusammenhang mit dem ganzen Organismus pharmakologische Eingriffe in relativ einfacher Weise vorzunehmen. Als Testorgan zur Auswertung von Präparaten wird die Muskulatur der Iris deshalb vielfach verwendet. Der Effekt der Erweiterung oder Verengung der Pupille ist exakt meßbar, der Vorgang der Kontraktion oder Erschlaffung des Ciliarmuskels optisch am Brechungszustand der Linse quantitativ zu verfolgen. Die Möglichkeit pharmakologischer Funktionsprüfungen zur Klärung krankhafter Veränderungen am Sehorgan, an den Nervenbahnen, im vegetativen Nervensystem bzw. in dessen kranialen Sektor ist gegeben. Eine absolute und konstante Beziehung zwischen einer pharmakologisch wirksamen Substanz und einem bestimmten Wirkungssubstrat existiert nicht. Sie ist immer relativ und von verschiedenen variablen Faktoren abhängig. Die Ordnung der Wirkungen nach Angriffspunkten ist daher auch nur annähernd richtig und nicht absolut gesetzmäßig für alle Organismen.

Der feinere Mechanismus bzw. Physicochemismus, durch welchen Pharmacae wirken, ist noch unbekannt.

Alle Schlüsse aus einem Synergismus oder Antagonismus von Giften auf ihre Wirkungsweise sind mit größter Vorsicht zu ziehen, da der Angriffspunkt keiner Substanz bisher ganz exakt festgelegt werden konnte. Die anatomische und biologische Eigenart des Erfolgsorganes und die jeweilige im Augenblick der Applikation vorhandene physikochemische Konstellation am Angriffspunkt bedingen in ihrer Relation zur Struktur des pharmakologischen Körpers dessen Wirkung.

Von Bedeutung für die Wirkung (Eintritt der Wirkung und Wirkungsgrad) ist ferner der Weg vom Orte der Applikation (z. B. Conjunctivalsack) zum Angriffspunkt. Die Diffusion der Substanzen durch die Hornhaut evtl. auf den von MAGNUS und STÜBEL^{1,2} aufgedeckten Lymphbahnen kommt im wesentlichen in Betracht. Der Zustand der zu passierenden Membranen bedingt eine Auslese. Anionen gehen leichter durch die Hornhaut als Kationen. Bei schwachsaurer Lösung diffundieren *beide* stärker, bei gleicher Proportion von Anionen zu Kationen. Untersuchungen mit Calciumnitrat $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ und Magnesiumsulfat MgSO_4 von MESTREZAT und MORAX^{3,4}.

Die Beziehungen der pharmakologischen Wirkungen zum Augendruck sind einem besonderen Abschnitt dieses Handbuches vorbehalten.

I. Angriffspunkte der Substanzen in der Peripherie.

a) An den Muskelzellen selbst.

Poos⁵ fand bei seinen Untersuchungen am isolierten Sphincterpräparat, daß Erhöhung der Wasserstoffionenkonzentration eine Abnahme des Tonus und geringe Abschwächung der Spontanrhythmik des Muskels zur Folge hat. Es scheint sich dabei um den allgemeinen Wirkungsmechanismus einer bestimmten H-Ionenkonzentration auf die glatte Muskulatur zu handeln, derart, daß eine

¹ STÜBEL, A.: Über die Lymphgefäße des Auges. Graefes Arch. **110**, 109 (1922).

² MAGNUS, G. u. A. STÜBEL: Zur Kenntnis der Lymphgefäße des Auges. Verh. dtsch. ophthalm. Ges. **1922**, 36, 53, dazu die Kritik von ERICH SEIDEL, ebenda S. 196.

³ MESTREZAT u. MORAX: Zbl. Physiol. **14**, (1922).

⁴ MORAX, V.: Flüssigkeits- und Ionenaustausch durch das Hornhautgewebe. Internat. congr. of ophthalm. Washington **1922**, 157. — Desgl. s. auch Zbl. Ophthalm. **10**, 91 (1923).

⁵ Poos, Fr.: Untersuchungen an isolierten Irmuskeln. Arch. f. exper. Path. **126**, 330 (1927).

Tonuszunahme bei mehr alkalischer, Tonusabnahme bei mehr saurer Reaktion eintritt; auch der *Musculus dilatator* reagiert auf Erhöhung der H-Ionenkonzentration mit Erschlaffung, auf eine Herabsetzung mit Tonussteigerung.

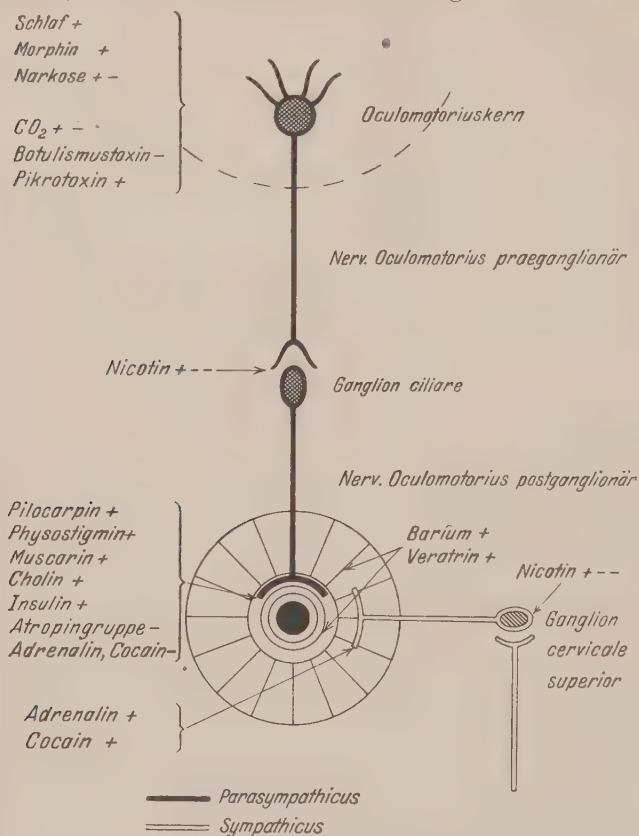


Abb. 90. Schematische Darstellung der Angriffspunkte.

Kalium bewirkt eine starke Tonuszunahme sowohl am Sphincter als am Dilatorpräparat. Erheblich stärker tonisierend wirken Strontium und Barium auf die isolierten Irismuskel. Von einer spezifischen Wirkung der K-, Ba- und Strontiumionen auf bestimmte Zellen ist nichts beobachtet worden. Bariumchlorid wirkt auch am exstirpierten Froschauge ausgesprochen miotisch und scheint direkt auf die contractile Substanz zu wirken (DIXON und RANSOM¹).

Versuche an dem exstirpierten Froschbulbus in Ringerlösung im Dunkeln ergaben (nach WALTER E. DIXON und FRED RANSOM):

1 Atropin	0,2%	während 1 Stunde.	Pupille erweitert
Physostigmin	0,5%	1	deutlich verengert
2 Atropin	0,2%	1	erweitert
Pilocarpin	0,5%	1	unverändert
3 Atropin	0,2%	1	erweitert
Bariumchlorid	1 %	1	sehr verengert.
4 Nicotin	1 %	während 1 Stunde.	Pupille erweitert
Physostigmin	0,5%	1	sehr leicht verengert
5 Nicotin	1 %	1	erweitert
Pilocarpin	0,5%	1	verengert
6 Nicotin	1 %	1	erweitert
Bariumchlorid	1 %	1	sehr verengert.
7 Curare	1 %	während 1 Stunde.	Pupille erweitert
Physostigmin	0,5%	1	leicht verengert
8 Curare	1 %	1	erweitert
Pilocarpin	0,5%	1	verengert
9 Curare	1 %	1	erweitert
Bariumchlorid	1 %	1	sehr verengert.

¹ DIXON, W. E. u. F. RANSOM: Heffters Handb. 2 II, 800.

Bariumchlorid wirkt also stets und auch nach den verschiedensten Vorbehandlungen stark miotisch.

Erregend auf die Muskelfasern selbst wirken ferner Veratrin (BOTTAZZI¹) und Aalblutserum (T. SETO², MITOMO³, CAMUS und GLEY). Der Einfluß des Aalserums auf andere Organe mit glatter Muskulatur läßt den Schluß zu, daß es sich um eine reine Wirkung auf die Irmuskulatur handelt. Sphincter und Dilator werden gleichmäßig betroffen, aber der Effekt des Musculus sphincter pupillae ist größer als der des Dilators. Adrenalin und Sympathicusreizung bleiben bei völlig ausgebildeter Miosis (nach 30—60 Min.) unwirksam.

Erschlaffend, tonusschwächend wirken auf die glatte Muskulatur Papaverin und Narkotin (PAL⁴). Narkotin bewirkt beim Menschen Mydriasis in Dosis von 0,06—0,12 g.

Über Spontanbewegungen der isolierten Katzeniris und ihre Beeinflussung berichten TEN CATE⁵ und FEENSTRA⁶. Der physiologische Rhythmus beträgt 16—29 Oszillationen pro Minute. Nach Pilocarpin 25—38 Oszillationen nach Adrenalin 4—18.

b) An der myoneuralen Zwischenschicht und an den nervösen Endapparaten des Parasympathicus.

1. Erregend: Pupillenverengerung. Akkommodationszunahme.

Physostigmin (Eserin⁷).

Ein Alkaloid aus der Calabarbohne. Es findet das salicylsäure und schwefelsäure Salz Verwendung. Nach einiger Zeit färben sich die Lösungen rötlich bis dunkelrot und verlieren ihre Wirkung infolge der Bildung eines Oxydationsproduktes, des Rubreserins. Konzentration der üblichen Lösungen $\frac{1}{4}$ —1proz.

Nach Einträufelung eines Tropfens einer 1proz. Lösung in den Bindehautsack lassen sich nach wenigen Minuten folgende Erscheinungen beobachten: Das Sehen in die Ferne ist zunächst ungestört, aber jeder Konvergenz- und Akkommodationsimpuls führt zu einer maximalen Ciliarmuskelkontraktion und Einstellung des Auges auf den Nahpunkt. Erneute Ferneinstellung gelingt, aber mit einer Latenzzeit von einigen Minuten, während die Umschaltung des normalen Auges vom Nahpunkt auf den Fernpunkt sich im Bruchteil einer Sekunde vollzieht. Etwas später als die Erscheinungen am Ciliarmuskel beginnt sich die Pupille zu verengern. Das Maximum der Wirkung auf Sphincter und Ciliarmuskel findet man nach etwa 30 Minuten. Um das Sehen in die Ferne unmöglich zu machen, erfordert es erneute Eserinanwendung, die zu einer Einstellung auf einen dem Nahpunkt weiter genäherten Punkte führt; nach noch größeren Dosen gelangt der Ciliarmuskel schließlich in den Zustand dauernd maximaler Kontraktion, und das Auge ist auf seinen wirklichen Nahepunkt eingestellt. Diesem Zustand ist eine maximale Miosis von etwa 1 mm Pupillen-

¹ BOTTAZZI: Dubois, Arch. **1901**, 377.

² SETO, T.: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Aalblutserums auf das Auge. Graefes Arch. **113**, H. 1/2, 103—114. (1924).

³ MITOMO, YOSHIO: Studien über das Aalserum. 1. Mitt. Die pharmakologische Wirkung des Aalserums. Tohoku J. exper. Med. **8**, Nr 3, 284—311 (1927).

⁴ PAL: Med. Klin. **1913**, Nr 44 — ferner Wien. med. Wschr. **1913**, Nr 17.

⁵ TEN CATE, J.: Les mouvements spontanés de l'iris isolé. (Die Spontanbewegungen der isolierten Iris.) Arch. néerl. Physiol. **6**, Lfg 2, 258—268 (1921). — Über automatische Bewegungen der isolierten Iris. Versl. TI 30, Nr 11, 143—144 (1921).

⁶ FEENSTRA, T. P.: Über Irisbewegungen. Arch. néerl. de Physiol. **7**, 251—253 (1922).

⁷ DIXON, D. E. u. RAMSON, F.: Physostigmin. Heffters Handb. **2**, 2. 800 ff. Berlin, Julius Springer 1924.

durchmesser zugeordnet. Der Akkommodationskrampf dauert etwa 2 Stunden, die Pupillenverengung hohen Grades 12—14 Stunden, normale Weite und Beweglichkeit der Pupille tritt aber erst nach mehreren Tagen ein, und auch der Akkommodationsapparat bleibt nach Abklingen des Krampfes noch längere Zeit übererregbar, was sich im Auftreten starker Akkommodation auf geringe Impulse hin äußert.

Wirkungsmechanismus: Nach Durchtrennung der kurzen Ciliarnerven oder nach Entfernung des Ganglion cil. wirkt Eserin zunächst noch miotisch. Mit Degeneration der Endapparate nach Verlauf einiger Zeit wird Eserin unwirksam (PAUL SCHULTZ¹). Voraussetzung für die Wirksamkeit von Eserin nach Oculomotoriusdurchtrennung ist die Ausschaltung des Sympathicustonus durch Sympathicusdurchschneidung. Allein vermag Eserin nach Fortfall der zentralen Oculomotoriusimpulse den Sympathicustonus nicht zu überwinden. Es sensibilisiert nur die Endapparate für die vom Blute gelieferten chemischen Reize. Es ergibt sich also aus diesen Versuchen, daß Eserin an den parasympathischen Endapparaten angreift, aber dort nicht selbst als Reiz wirkt, sondern nur die Erregbarkeit steigert (H. K. ANDERSON²). Der Musculus dilatator pupillae bleibt unter Eserin vollkommen erregbar, und die Pupille erweitert sich auf Reizung des Halssympathicus hin in normaler Weise. Hiermit ist natürlich noch nicht die vollständige Wirkungslosigkeit des Eserin auf den Dilatortonus bewiesen. POOS³ fand aber in neuester Zeit am isolierten Dilator eine vollkommene Wirkungslosigkeit von Eserin (und Pilocarpin).

Die durch Eserin verengte Pupille wird durch Atropin erweitert. Bei besonders aufeinander abgestimmten Lösungen von Eserin und Atropin findet man einen Kampf um die Prävalenz. Eine einmalige Anwendung einer stärkeren Atropinlösung macht aber jede Eserinwirkung unmöglich. Die Eserinmiosis der Froschiris kann durch Adrenalin schnell aufgehoben werden. Die Adrenalinmydriasis ist durch nachfolgende Eserinanwendung nicht zu beeinflussen. Ein größeres Intervall in der Wirkung des Eserins auf Pupillenweite und Akkommodation findet man nach vorheriger Schwächung der Oculomotoriusendapparate mit Homatropin oder stark verdünntem Atropin, bzw. nach Reizung des Dilators mit Cocain. Es tritt dann der Akkommodationskrampf bei noch weiter Pupille ein, und das Erschlaffen der Zonulafasern sowie das nach vollständiger Entspannung auftretende Linsenschlottern kann deutlich sichtbar werden.

Eserin setzt den pathologisch gesteigerten Augendruck herab und findet deshalb beim Glaukom neben Pilocarpin weitgehendste Verwendung. Es soll an dieser Stelle nicht auf das Problem des Glaukoms und des Augendruckes eingegangen werden, aber die durch die Zustandsänderung in der Muskulatur der Iris und des Ciliarkörpers berührten Fragen nach den Beziehungen zum Augendruck bedürfen hier der Erwähnung. Bei pharmakologischer Erweiterung der Pupille und bei gelähmtem Ciliarmuskel findet man die Vorderkammerbucht sehr seicht, die FONTANASchen Räume verstrichen und den SCHLEMMschen Kanal verengt. (MEYER und GOTTLIEB⁴.) Ein stark hypermetropisches Auge zeigt eine potenzierte Wirkung bis zum vollständigen Abschluß des Kammerwinkels infolge Anlegung der verdickten Iris an die Rückseite der Hornhaut. Bei ver-

¹ SCHULTZ, PAUL: Arch. Anat. u. Physiol. 1898, 66.

² ANDERSON, H. K.: The paralysis of involuntary muscl. on the action of pilocarpin, physostigmin and atropin upon the paralysis iris. J. of Physiol. 30, 15 (1904); 33, 156, 414 (1905).

³ POOS, FR.: Pharmakolog., Untersuchung an isolierten Irismuskeln. Arch. f. exper. Path. 126, 320 (1927).

⁴ MEYER u. GOTTLIEB: Exp. Pharmakologie. 7. Aufl. 1925, 193.

enger Pupille und kontrahiertem Ciliarmuskel ist die Kammerbucht weit und die FONTANASchen Räume klaffen. Da der erstgenannte Komplex mit Steigerung des Augendruckes, der zweite mit einer Senkung des Druckes unter bestimmten Bedingungen parallel geht, liegt es nahe, für die Steigerung ein Abflußhindernis, für die Senkung Beseitigung dieses Hindernisses für das Kammerwasser anzunehmen. Jede Veränderung des Augendruckes durch elektrische Einwirkung auf Ciliarkörper und Iris bleibt aus. Aber infolge der relativ kurzen Wirkungsdauer dieses Eingriffes hat das negative Ergebnis keine Beweiskraft gegen genannte mechanische Erklärung für die Druckänderung. (Alle zu diesem Problem gehörenden Fragen s. das Kapitel von DIETER in Bd. 12, 2. Hälfte, über Bildung des Kammerwassers und intraokularen Druck.) Am normalen Auge bewirken Miotica primär (vor Auftreten der Pupilleneinwirkung) eine geringe, rasch vorübergehende Drucksteigerung von 2—3 mm Hg (HÖLZKE, STOCKER, GRÖNHOLM und J. SCHLEGEL, Literatur bei DIXON und RANSOM in Heffters Handbuch der experimentellen Pharmakologie). Sekundär nach Eintritt der Pupillenwirkung sinkt dann der Druck und kann durch weitere Einwirkung der Miotica niedrig gehalten werden. Ein genauer zeitlicher Parallelismus zwischen Miosis und Druckverminderung besteht nicht. Nach GRÖNHOLM¹ tritt beim Kaninchen die Druckverminderung erst $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Miosis auf, bei der Katze beginnt der Druck manchmal schon vor Auftreten der Pupillenwirkung zu sinken. KNAPE² konnte am normalen Kaninchenauge weder eine Druckverminderung bei Eserinmiosis noch eine Gefäßverengung nachweisen. Im Gegenteil beobachtete er eine aktive Hyperämie der Iris. Der intakte Regulationsapparat des Auges dürfte die Erklärung für die fehlende Wirkung hier abgeben. Bei geeigneten Fällen von Glaukom ist der Regulationsapparat so labil, daß Pupillenerweiterung durch Beschattung der Augen Druckanstieg, Pupillenverengung durch Belichtung Drucksenkung bewirkt. In diesen Fällen ist auch die pharmakologische Wirkung des Eserins (und Pilocarpins) am deutlichsten. Die druckherabsetzende Wirkung der Miotica ist um so bemerkenswerter, da sie auf den Ciliarkörper sekretionsfördernd wirken, während Atropin, das sekretionshemmenden Einfluß hat, den Augendruck erhöht. Also muß die mechanische Wirkung eine ganz bedeutende sein, da sie a fortiori auftritt.

Wird Physostigmin in den Kreislauf injiziert, so tritt häufig zunächst Pupillenerweiterung, erst nach einigen Minuten Verengung ein. Die initiale Erweiterung wird als ein Zeichen des Freiwerdens von Adrenalin aus den Nebennieren angesehen (DALE und LAIDLAW³), das zunächst die eigentliche Physostigminwirkung verdeckt.

Durch vorherige Anwendung von Curare und Nicotin wird der größte Teil der Physostigminwirkung aufgehoben, ebenso wird die Physostigminwirkung verringert nach Ausschneidung des Nervus oculomotorius im Schädel. Die Physostigminwirkung scheint also an den ungestörten parasymphathischen Nerventonus gebunden zu sein (s. im übrigen die ausführliche Darstellung und Diskussion des Physostigminwirkungsmechanismus bei DIXON und RAMSON in Heffters Handb. II, 2, S. 800 ff., ferner MEYER u. GOTTLIEB: Die experimentelle Pharmakologie, 7. Aufl., S. 191 ff.).

Über mydriatische Wirkung des Physostigmis in hohen Dosen berichtet GAUTIER⁴, der am enucleierten Froschauge deutliche Mydriasis bei Konzentration

¹ GRÖNHOLM: Graefes Arch. **49**, 620 (1900).

² KNAPE: Einfluß von Atropin u. Eserin auf den Stoffwechsel in der vorderen Augenkammer. Arb. Physiolog. Inst. Helsingfors. Festschr. **1910**, 215.

³ DALE, H. H. u. P. P. LAIDLAW: J. of Physiol **45**, 1 (1912).

⁴ GAUTIER, CL.: Die mydriatische Wirkung von Eserinsulfat in hohen Dosen auf das enucleierte Froschauge. C. r. Soc. Biol. **87**, 1129 (1922).

1:200, maximale Mydriasis bei 1:100 beobachtete. (ROSSBACH fand nach langdauernder Applikation starker Eserinlösung beim Kaninchen Mydriasis, BORBERG am enucleierten Froschauge bei Eserinlösung 1:1000 keine miotische Wirkung mehr; zitiert nach GAUTIER.)

GROSSMANN¹ und BRANDES² beobachteten am Gefrierauge nach Eserin und nach Homatropin Deformationen der Hinterfläche der Linse in Form von Lenticonus (9 Dioptrien nach Eserin bei der Katze) und von Linsenastigmatismus (bis 2,5 Dioptrien) bei umschriebener Applikation der Substanz.

Nachdem von STEDMAN und BARGER³ die Konstitution des Physostigmins aufgeklärt wurde und diese Substanz als ein substituierter Phenylester einer Carbaminsäure (Urethan) erkannt ist, stellte STEDMAN⁴ Untersuchungen über den Einfluß der Stellungsisomerie auf die miotische Wirkung einiger synthetischer Urethane an. Er fand bei Untersuchung dieser Substanzen, daß für die miotische Wirkung die Acidität des an das Urethan gebundenen Phenolhydroxyles von Bedeutung ist (wegen seines Einflusses auf die Hydrolysierbarkeit der Verbindung). Ist sie schwach, so ist die miotische Wirkung stark und umgekehrt. Bei Verstärkung der Acidität (p- und o-Stellung der quaternären Ammoniumgruppe), wird die miotische Wirkung vermindert oder vermißt. Die Prüfung der Substanzen erfolgte am Katzenauge in 2–5proz. Lösung der Salze in Ringerlösung, nach conjunctivaler Einträufelung eines Tropfens. Der miotische Effekt der wirksamen Substanzen begann nach 10–30 Minuten, erreichte sein Maximum nach einer Stunde und war nach ca. 4 Stunden noch nachweisbar.

Physostol (RIEDEL) ist Eserin in Olivenöl; ein klinisch wertvolles Präparat mit protrahierter Wirkung (BINDER⁵).

Pilocarpin⁶: Die Substanz hat eine ähnliche Wirkung auf Iris, Ciliarmuskel und Augendruck wie Eserin. Der Effekt ist aber schwächer und von kürzerer Dauer. Pilocarpin findet meist in 2proz. Lösung Verwendung. Nach Abklingen der Wirkung wird die Pupille weiter als normal und die Akkommodation erschwert. Es findet sich also als Nachwirkung ein Zustand der Oculomotoriusparese im Gegensatz zu der Nachwirkung des Eserins, die sich in gesteigerter Erregbarkeit des Oculomotorius äußert. Es handelt sich bei der Pilocarpinnachwirkung um die der direkten Erregung folgende Erschlaffung der parasympathischen Endapparate. Die aktiv erregende Wirkung des Pilocarpins geht daraus hervor, daß es nach postganglionärer Oculomotoriusdurchschneidung mit nachfolgender Degeneration der Nervenendigungen noch Pupillenverengung macht und den Sympathicustonus überwindet. Nach Entfernung des Ganglion cil. oder nach Durchschneidung der postganglionären Nervenfasern findet sich eine ähnlich paradoxe Reaktion des parasympathischen Tonus, wie nach Entfernung des Ganglion cerv. sup. für den sympathischen Tonus: Erhöhte Erregbarkeit für Adrenalin. Pilocarpin erregt den entnervten Sphincter zu einer erhöhten und länger dauernden Kontraktion, während Physostigmin unwirksam geworden ist. Die Empfindlichkeitssteigerung für Pilocarpin beginnt 24 Stunden nach Entfernung des Ganglion ciliare und erreicht das Maximum nach

¹ GROSSMANN: Further investigations on accommodation. Brit. med. J. **1905**, 734.

² BRANDES: Astigmatische Akkommodation unter dem Einfluß einseitiger Einwirkung von Homatropin und Eserin. Arch. Augenheilk. **49**, 255 (1904).

³ STEDMAN u. BARGER: Konstitution des Physostigmins. Ber. Physiol. **31**, 193 (1925).

⁴ STEDMAN, EDGAR: Studien über das Verhältnis von chemischer Konstitution und pharmakol. Wirkung. I. Der Einfluß der Stellungsisomerie auf die miotische Wirkung einiger synthetischer Urethane. Biochemic. J. **20**, 719–734 (1926).

⁵ BINDER: Klin. Monatsbl. f. Augenh. Nr. 4–6 (1906).

⁶ DIXON, W. E. u. RANSOM, F.: Pilocarpin. Heffters Handb. **2**, 2. 765 ff. Berlin, Julius Springer (1924).

1—2 Wochen. Die Empfindlichkeitssteigerung ist bei Katzen stärker als bei Kaninchen (TSUKAMOTO¹). Hieraus schloß ANDERSON² auf die direkte Muskeleinwirkung des Pilocarpins. SCHULTZ³ betrachtet die Nervenendigungen als Angriffspunkt für Physostigmin. Nach Degeneration der peripheren Sympathicusneurone auf der einen Seite erweitert sich auf Injektion von 1 mg Pilocarpin die Pupille der operierten Seite maximal und bleibt mydriatisch, während die Pupille der normalen Seite sich zuerst auch erweitert, dann aber miotisch wird. Die Erklärung dürfte in der durch die Entfernung sympathischer Hemmungsimpulse gesteigerten Erregbarkeit der sympathischen Endapparate beruhen, evtl. noch verstärkt durch Adrenalinmobilisierung aus den Nebennieren auf die Pilocarpininjektion hin. Eine erregende Wirkung des Pilocarpins auf den Dilator ist mit POOS abzulehnen. DALE und LAIDLAW⁴ haben nachweisen können, daß Pilocarpin die Geschwindigkeit der Adrenalinsekretion der Nebennieren mehr als verdoppelt. Auf die Rattenpupille wirkt Pilocarpin erweiternd. Atropin, Physostigmin, Adrenalin, Cocain, Nicotin, Bariumchlorid haben dagegen keine derartige paradoxe Wirkung auf die Rattenpupille (KOPPANYI und SUN⁵). Die Pilocarpinmydriasis bei Ratten ist wohl als Folge einer parasymphathischen Lähmung durch die Substanz zu betrachten (WADDELL⁶). Nähere Literatur über Pilocarpin und seinen Wirkungsmechanismus bei DIXON und RANSOM⁷.

Muscarin (FÜHNER⁸): Das Gift des Fliegenpilzes wirkt ebenfalls parasymphathischerregend. Die Substanz ist auch insofern von Interesse in ihrer Wirkung am Auge, als sie nach KREUCHEL⁹ viel leichter auf den Ciliarmuskel als auf den Sphincter pupillae wirkt. Antagonistisch ähnlich ist die Wirkung des Diphtherietoxins elektiv auf den Musculus ciliaris akkommodationslähmend (meist in der 10. Krankheitswoche), hier fehlt jedoch jede Pupillenwirkung.

Cholinreihe (Cholin ist Trimethoxyäthylammoniumhydroxyd): Das Verhalten der Pupille nach Injektion von Cholin scheint wechselnd zu sein. Es finden sich Angaben über Auftreten einer Mydriasis (bei der Katze); andere vermissen jede Wirkung (bei der Katze HALLIBURTON und MODRAKOWSKI); während BÖHM, ABDERHALDEN und MÜLLER an der Pupille von Fröschen und Säugetieren beim Auge in situ und isoliert Miosis beobachteten. Die Vogeliris wird durch conjunctivale Applikationen nicht beeinflusst (H. H. MEYER¹⁰). Näheres bei H. H. DALE¹¹.

Der *Acetyl ester des Cholins* ist von erheblich stärkerer parasymphathischer Wirkung als das Cholin.

Cholin als konstanter Bestandteil der tierischen Gewebe und des Blutes ist vielleicht physiologischer Antagonist des Adrenalins an der Pupille (unechter Antagonismus). Pilocarpinartige Wirkung hat auch das *Arecolin*, eine aus der Betelnuß gewonnene Base. Eine 1proz. Lösung des Bromhydrates der Base

¹ TSUKAMOTO, R.: Über die Empfindlichkeitssteigerung der vom Ciliarganglion befreiten Iris gegen Pilocarpin. *Fol. jap. pharmacol.* **2**, 13—29 (1926).

² ANDERSON, H. K.: *J. of Physiol.* **30**, 15 (1904) — ebenda **33**, 414 (1905).

³ SCHULTZ, P.: *Arch. f. Physiol.* **1898**.

⁴ DALE, H. H. u. LAIDLAW: *J. of Physiol.* **45**, 1 (1912).

⁵ KOPPANYI, TH. and K. H. SUN: Die Reaktion der Rattenpupille gegen verschiedene Drogen. Vortr. XII. internat. Physiol. Kongr. Stockholm 1926.

⁶ WADDELL, J. A.: Die Wirkung von Pilocarpin auf die Rattenpupille. *J. Labor. a. clin. Med.* **12**, 232—239 (1926).

⁷ DIXON u. RANSOM: *Heffters Handb. d. exper. Pharmakol.* **2** II, 765 (1924).

⁸ FÜHNER, H.: *Muscarin. Heffters Handb. d. exper. Pharmakol.* **1**, 640 (1923).

⁹ KREUCHEL: *Graefes Arch.* **20**, 135.

¹⁰ MEYER, H. H. u. R. GOTTLIEB: *Exp. Pharmakolog.* 7. Aufl. **1925**, 197.

¹¹ DALE, H. H.: *J. of Pharmacol* VI **1914**.

bewirkt Miosis und vorübergehenden Akkommodationskrampf mit nachfolgender schwacher Mydriasis (MEYER und GOTTLIEB¹).

Histamin (β -Imidazolyläthylamin): Die miotische Wirkung der Substanz wurde zuerst von SCHENCK² erwähnt, von C. HAMBURGER³ eingehend studiert und als das „stärkste Mioticum“ bezeichnet. 1 Tropfen einer 10proz. Lösung verengt die Pupille des Menschen, die durch Atropin oder durch Scopolamin zuvor erweitert ist, in 7—15 Minuten maximal. Das Katzenauge reagiert schwach, das Auge des Kaninchens gar nicht vagomimetisch auf Histamin.

Insulin: Über die Insulinwirkung auf das Auge des Menschen hat GRAFE⁴ zuerst berichtet und auf den Antagonismus mit Adrenalin an der Pupille hingewiesen. Eingehende Untersuchungen über die Frage, ob die Pupillenreaktion des Diabetikers auf Insulin bei lokaler Anwendung am Auge einen diagnostischen Wert besitzt, und eine Abgrenzung verschiedener Diabetesformen erlaubt, wurden angestellt und sind noch im Gange. Poos stellte dann in Tierversuchen fest, daß Insulin den Sphincter iridis direkt tonisiert. ACCARDI⁵ fand mit Insulin Lilly nach Einträufelung in den Conjunctivalsack des Menschen (Gesunden?) keine Pupillenwirkung, bei subconjunctivaler Injektion Miosis und Hyperämie der Netzhautgefäße. Beim Kaninchen zeigte sich nach Installation kleiner Mengen von Insulin Lilly geringe Miosis, nach größeren Dosen Mydriasis. JORNS⁶ kommt bei experimentellen Untersuchungen wie RISSE und Poos⁷ zu dem Ergebnis einer meßbaren Durchbrechung der Atropinmydriasis durch Insulin an der Iris des Kaninchens und Hundes. Versuche, mit dieser Reaktion experimentell erzeugte Zustände einer Hyperinsulinämie quantitativ zu erfassen, scheitern an der Inkonstanz der Reaktion. Die Insulinwirkung ist durch Bluttransfusionen übertragbar. Das Verhalten der Pupillen bei *Insulinvergiftung* studierte ABE⁸. Er fand Mydriasis auf der Höhe der Insulinwirkung. Das Maximum zeigt sich parallel der Blutzuckerwirkung. Traubenzuckerinjektion wirkt auch der Mydriasis entgegen. Die Insulinmydriasis wird hier als Folge einer vermehrten Adrenalinausschüttung, als Teilerscheinung einer allgemeinen *zentralen* Sympathicuserregung betrachtet.

Ergotamin. Am Katzenauge zeigt Ergotamin ausgesprochene parasymphatische Reizung von eserinartigem Charakter; die maximale Miosis wird durch Atropin nicht verhindert. Ergotoxin (BARGER und CARR⁹) und Ergotamin (STOLL¹⁰) sind praktisch qualitativ und quantitativ identisch. W. R. HESS¹¹ erhält mit Ergotamin am Katzenauge den gleichen Effekt wie DALE¹² mit Ergotoxin. Nach Einträufelung einer $\frac{1}{2}$ proz. Lösung von Ergotamin tritt nach vorübergehender Mydriasis eine extreme Miosis ein. HESS nimmt für die mio-

¹ MEYER, H. H. u. R. GOTTLIEB: Zitiert auf S. 203.

² SCHENCK: Arch. f. exper. Path. 1921.

³ HAMBURGER, CARL: Das stärkste Mioticum. Klin. Mbl. Augenheilk. 76, (1926) 849.

⁴ GRAFE, EDUARD: Die Bedeutung der Insulintherapie für die Ophthalmologie. Dtsch. med. Wschr. 50, 1325 (1924) — Verh. dtsch. ophthalm. Ges. 1924.

⁵ ACCARDI, VINCENZO: Intorno all'influenza di alcuni preparati di insulina sulla tensione, sul diametro pupillare e sui vasi dell'occhio. Boll. Ocul. 4, Nr 5 (1925).

⁶ JORNS, G.: Über Insulinwirkung auf die atropinisierte Pupille. Z. exper. Med. 54, 179 (1927).

⁷ RISSE, C. u. FR. POOS: Bestrahlungsmiosis u. -mydriasis. Arch. f. exper. Path. 108, 121 (1925).

⁸ ABE, Y.: Das Verhalten der Adrenalinsekretion bei der Insulinvergiftung. Arch. f. exper. Path. 103, 73—83 (1924).

⁹ BARGER, G. u. CARR, F. H.: Brit. med. J. 1906 — J. chem. Soc. 94, 89 (1906).

¹⁰ STOLL, A.: Schweiz. med. Wschr. 1921, Nr 23 u. 31.

¹¹ HESS, W. R.: Klin. Mbl. Augenheilk. 75, 295 (1925).

¹² DALE, H. H.: J. of Physiol. 34, 163 (1906).

tische Wirkung eine Reizung des Parasympathicus bei gleichzeitiger Ausschaltung des Dilatator tonus an. Ergotamin überwindet glatt die Atropinmydriasis. Nach Abklingen der Miosis tritt eine leichte Erweiterung der Pupille ein, mit Herabsetzung der Lichtreflexe. Dies ist wohl als reaktive Abstumpfung gegen miotische Reize zu betrachten. Die vorausgehende Erweiterung wird durch Ausschneidung des oberen cervicalen Ganglions verhindert. Die Wirkung des Ergotoxins scheint auf einer direkten Reizung der Sphinctermuskulatur zu beruhen (DALE¹). Oculomotoriusdurchschneidung verhindert die Ergotoxinmiosis nicht. Adrenalin hebt sie nicht auf; starke direkte Reizung des Nervus sympathicus erreicht nur eine teilweise Dilatation der Pupille. ZUNTZ² fand am Hund und an der Katze nach kleinen Ergotamindosen nach 5—10 Minuten Mydriasis, bei großen toxischen Dosen nach einigen Stunden Übergang der Mydriasis in Miosis. POOS³ wies nach, daß Ergotamin am isolierten *Kaninchen*-Dilatator kein lähmendes, sondern ein erregendes Gift ist und zu keiner Hemmung oder Umkehr der Adrenalinwirkung führt, sondern sich mit Adrenalin zu einer positiv sympathicotropen Wirkung summiert. Am lebenden Tier (*Kaninchen*) konnte Poos weder nach subcutaner noch nach intravenöser oder subconjunctivaler Applikation von Ergotamin eine Miosis beobachten. Es trat entweder keine Pupillenveränderung oder eine Mydriasis auf, bei großen individuellen Unterschieden in der Empfindlichkeit. JORNS⁴ erhielt beim Kaninchen nach subcutaner Injektion von 2mal $\frac{1}{2}$ ccm Gynergen maximale Mydriasis und fand eine Abstumpfung der Wirkung nach wiederholten Gaben. Poos entschied die Frage, ob die Ergotaminmydriasis als parasympathische Lähmung oder sympathische Reizung zu betrachten ist, durch Untersuchungen bei exstirpiertem obersten Cervicalganglion dahin, daß es sich ähnlich wie bei Adrenalin um eine Sensibilisierung des Dilatators der Iris gegen Ergotamin handelt. Weitere Versuche mit Ergotamin in Kombination mit Adrenalin und Cocain bewiesen, daß Ergotamin am Kaninchenauge als typisches Sympathicusreizmittel von adrenalinähnlichem Charakter erscheint. Das *Menschenauge* scheint sich nach Poos⁵ und eigenen Untersuchungen ähnlich zu verhalten wie das Kaninchenauge. MYLIUS beobachtete nach peroraler Darreichung von Ergotamin eine Ergotaminmydriasis auf der Seite der Sympathicuslähmung. Poos fand bei drei Fällen, in denen eine Akkommodationskurve aufgenommen wurde, daß durch Ergotamininjektion die Cocainwirkung auf den Ciliarmuskel unterdrückt und sogar ein Ciliarmuskelkrampf vom Typus der Eserinwirkung für einige Stunden ausgelöst wurde. Es scheint sich also am menschlichen Auge um einen komplizierteren Wirkungsmechanismus des Ergotamins im Sinne einer ambivalenten Substanz (auf Vagus und Sympathicus) zu handeln. Die praktischen Konsequenzen, die aus der Annahme einer rein sympathicusdämpfenden Wirkung (Adrenalinantagonismus) der Substanz gezogen wurden (HEIM⁶ und THIEL⁷) bedürfen deshalb noch einer gesicherten theoretischen Grundlage. Jedenfalls ist der Wirkungsmechanismus am krankhaft veränderten Sehorgan (Glaukom) noch komplizierter.

Ca-Ionen sind physiologische Antagonisten des Ergotamins (RENZO AGNOLI⁸).

¹ DALE, H. H.: Zitiert auf S. 204.

² ZUNTZ, E.: C. r. Soc. Biol. **90**, 379; **91**, 392 (1924).

³ POOS, FR.: Zur Frage der Ergotaminwirkung am Auge. Klin. Mbl. Augenheilk. **79**, 577 (1927).

⁴ JORNS, G.: Z. exper. Med. **54**, 179 (1927).

⁵ POOS, FR.: Arch. f. exper. Path. **126**, 307 (1927).

⁶ HEIM, H.: Klin. Mbl. Augenheilk. **79**, 345 (1927).

⁷ THIEL, R.: Klin. Mbl. Augenheilk. **77**, 753 (1926) — Klin. Wschr. **5**, Nr 20, 895 (1926).

⁸ AGNOLI, R.: Arch. f. exper. Path. **126**, 222 (1927).

2. Lähmend: Pupillenerweiterung. Akkomodationsabnahme.

Atropin¹.

Vorkommen in den Pflanzen der Gattungen: Atropa, Datura, Hyoscyamus, Scopolia, Duboisia usw.

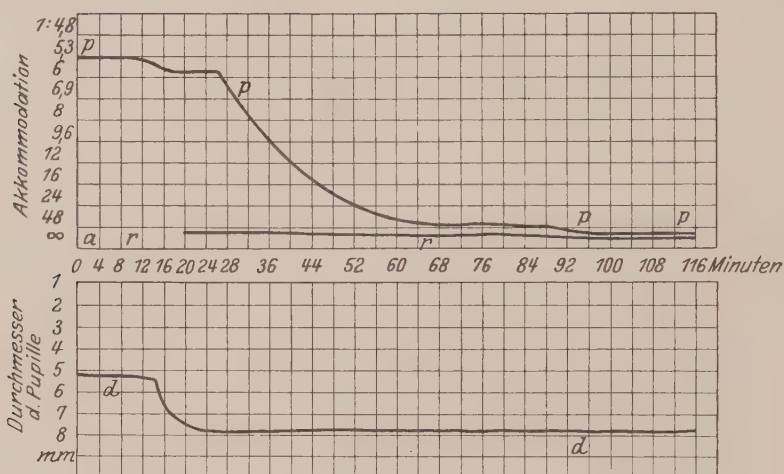


Abb. 91. Beginn der Atropinwirkung. (Nach LEWIN und GUILLERY.)

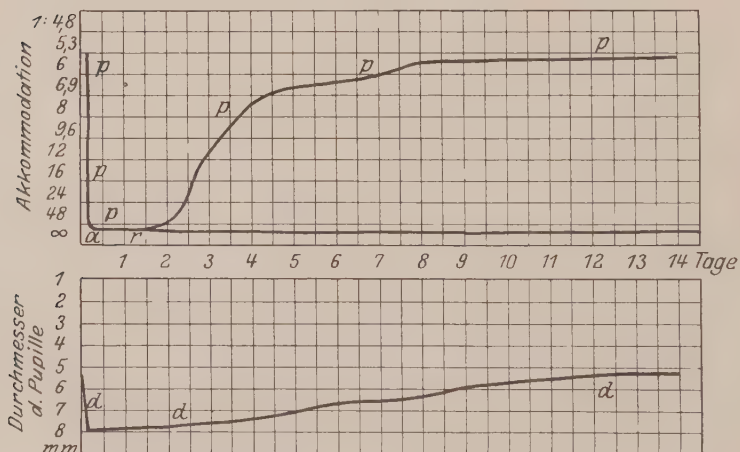
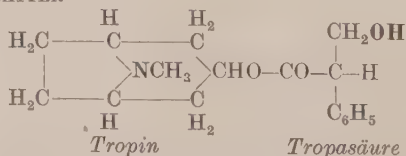


Abb. 92. Verlauf der Atropinwirkung. (Nach LEWIN und GUILLERY.)
pp Nahepunktcurve. dd Pupillenweite in mm. rr Fernpunktlinie.

Chemie: Alkaloid von der Formel $C_{17}H_{23}NO_3$. Ein basischer Ester, der durch Alkalien oder Säuren in einen basischen Alkohol, das Tropin und eine aromatische Säure, die Tropasäure gespalten wird:



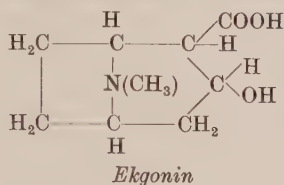
Die Formel nach WILLSTÄTTER



¹ CUSHNY, A. R.: Die Atropingruppe. Heffters Handb. der Pharm. 2, 2, 623 (1924).

Diese alkoh. Hydroxylgruppe (CH_2OH) ist bestimmend für die pupillomotorische Wirkung.

Die basische Tropinkomponente steht in naher Beziehung zu dem basischen Anteil des Cocains, der Tropincarbonsäure, dem Ekgonin: (nach WILLSTÄTTER [siehe Seite 215]).



Das Ekgonin unterscheidet sich von dem Tropin nur durch den Ersatz eines H durch die Carboxylgruppe.

Atropin und Cocain stehen sich in ihrer Konstitution demnach sehr nahe. Vielleicht erklärt diese chemische Verwandtschaft eine gewisse Ähnlichkeit in der Wirkung beider Substanzen. Isoliert hat weder Tropin noch die Tropasäure die für Atropin charakteristischen Wirkungen. Die Tropasäure enthält ein asymmetrisches C-Atom, ist also befähigt, eine rechts-, eine linksdrehende und eine inaktive Form und entsprechende Tropine zu bilden. Das gebräuchliche Atropin ist eine inaktive Mischung von links- und rechtsdrehenden Hyoscyamin. L-Hyoscyamin wirkt doppelt so stark wie Atropin, R-Hyoscyamin ist dagegen fast wirkungslos auf die parasympathischen Endapparate. Ebenso wie bei Scopolamin und Adrenalin die spezifischen Wirkungen an die linksdrehenden Formen gebunden sind.

Wirkung (Abb. 91 u. 92): 0,0005 g Atropinum sulfuricum in den Bindehautsack des Menschen gebracht, erweitert die Pupille nach 10–15 Minuten, macht nach 20–30 Minuten maximale Mydriasis, die 1–2 Tage am normalen Auge anhält, dann langsam abklingt. Erst nach 10–12 Tagen ist der physiologische Zustand wieder erreicht. 0,0002 g der Substanz erweitert die Pupille noch deutlich. Die Ansprechbarkeit des Sphincter ist nach Art des Trägers eine sehr verschiedene. Jugendliche Individuen reagieren leichter als alte. Der quergestreifte Muskel der Iris von Vögel und Reptilien verhält sich refraktär (hier wirkt Curare wie Atropin).

Curare: Bei Vergiftung entsteht Mydriasis und Exophthalmus durch Lähmung des oculomotorischen Endapparates. Die Iris bleibt aber bei Säugetieren für Lichtreize empfindlich, bei Vögeln bleibt sie starr.

Bei *Säugetieren* wirken Curare und Curarin vom Conjunctivalsack aus *nicht*. Bei Vögeln (Tauben) entsteht Mydriasis¹. Die Erregbarkeit des nerv. Endapparates ist am curarisierten Hunde vom Parasympathicus aus nach DOGIEL und A. VULPIAN noch erhalten, an Tauben nach ZEGLINSKI nicht. Reizung des Halssympathicus behält vollen Effekt auch bei stärkster Curarisierung.

Fische reagieren auf Atropin schwach, die Amphibien besser, die Herbivoren sind ziemlich unempfindlich, die Ursache hierfür scheint beim Kaninchen nach FLEISCHMANN in einer Zerstörung der Substanz durch das Blutserum zu liegen. Hund und Katze reagieren außerordentlich empfindlich. Eine pigmentärmere, helle Iris des Menschen ist empfindlicher als eine dunkle pigmentreiche (G. GUIST²). Die Zugänglichkeit der rezeptiven Substanz ist sowohl von der Struktur der vorderen Irisschichten als auch von dem Zustand der Hornhaut (ihrer Dicke, der Intaktheit des Epithels) in erheblicher Weise abhängig und individuell dementsprechend innerhalb gewisser Grenzen verschieden. Der Grad der Pupillenerweiterung variiert mit der Dosis; 0,04 mg subcutan injiziert verursacht bei der Katze leichte Erweiterung, während 0,06 mg sehr deutliche Mydriasis hervorruft.

¹ MEYER, H. H.: Über einige pharmakologische Reaktionen der Vogel- und Reptilieniris. Arch. f. exp. Path. u. Pharm. **32**, 101 (1893) — Über Curarin. J. of pharmacol. **29**, Nr 1, 1–3 (1926).

² GUIST, GUSTAV: Über das Verhalten heller und dunkler Regenbogenhäute auf Homatropin und Atropin. Wien. med. Wschr. **71**, Nr 24, 1055–1058 (1921) — Über die Wirkungsweise des Homatropins bei braunen Regenbogenhäuten. Klin. Mbl. Augenheilk. **66**, März-April., 529 (1921).

Die notwendige Minimalmenge, die durch Einwirkung auf den Ciliarmuskel die Linse erschlafft, beträgt das 10—15fache der Pupillendosis. Es sind hierzu 0,001—0,003 der Substanz erforderlich. Die Akkommodationslähmung tritt etwas später ein als die Pupillenerweiterung und geht früher wieder zurück. Die durch Atropin hervorgerufene Mydriasis ist keine maximale, da sie nur durch Lähmung des Sphincters zustande kommt; sie wird erst maximal durch Reizung des Dilatators mit Cocain, durch direkte Reizung des Nervus symp. oder durch Gemütsregung. Die Erweiterung der Pupille nach Atropin ist nicht nur eine passive durch Lähmung des Sphincters bedingt, sondern durch den Tonus des Dilatators auch eine aktive. Selbst nach Durchschneidung des Hals-sympathicus bedingt der Tonus des Ganglions cerv. und der sympathischen Endapparate noch eine aktive Erweiterung nach Atropin. Eine sympathicotrope Wirkung des Atropins selbst ist hieraus nicht zu schließen. Die Lähmung der Akkommodation ist eine vollständige und schwindet nach 2—3 Tagen; am presbyopen Auge ist der Akkommodationseffekt kaum nachzuweisen. Die erweiterte Pupille bedingt ein starkes Blendungsgefühl, die Lähmung des Ciliarmuskels verursacht eine Einstellung des Auges auf den Fernpunkt. Das atropinisierte Auge ist dauernd und unabänderlich auf den Fernpunkt eingestellt; alle nahen Gegenstände erscheinen verwischt. Gelegentlich kommt es zu Mikropie infolge einer Täuschung in der Schätzung der Entfernung der Objekte auf Grund der veränderten Akkommodationsanspannung. Je größer diese ist, um so näher liegt vermeintlich das Objekt, infolgedessen ist der Bildeindruck kleiner, da der Sehwinkel unverändert bleibt; das umgekehrte, die Überschätzung der Objekte (Makropie) findet sich bei Akkommodationskrampf¹. (Pilocarpin, Eserin, Toxine.) Die Tension des normalen Auges wird durch Atropin sehr wenig beeinflusst, während bei Glaukom oder glaukomatöser Disposition eine deutliche Steigerung des Augendrucks bis zur Auslösung eines akuten Glaukomfalls beobachtet wird.

Es gibt eine Atropinidiosynkrasie (McENRI²), die in Form der Erscheinungen der Atropinvergiftung schon nach Anwendung kleiner Mengen am Auge beobachtet wird oder in der Form der Atropinconjunctivitis und des Atropinekzems (G. WEILL³) nach längerer Applikation auftritt (über eine eigenartige Form berichtet MICHAÏL⁴). Eine spontane lokale Atropintoleranz der Iris wurde bisher noch nicht festgestellt und scheint zu fehlen. Nach STEFANI⁵ kann künstlich durch sehr lange lokale Applikation von Atropin bei Mensch, Hund und Katze eine gewisse lokale Iristoleranz erzielt werden, so daß ein so vorbehandeltes Auge auf subcutane Atropininjektionen schlechter reagiert. Die beschleunigte Beseitigung des Alkaloids durch die Zirkulation scheint nach STEFANI die Ursache der Toleranz; sie ist bei der Katze niedriger als beim Kaninchen. FLEISCHMANN⁶ nimmt für die Resistenz einiger pflanzenfressenden Tiere, wie der Ziegen, Schafe und Kaninchen gegen Atropin eine Zerstörung der Substanz durch das Blut an. Auch METZNER⁷ ist der Ansicht, daß Kaninchenblut das Atropin in Tropin und Tropasäure zerlegt. HECKEL fand, daß nach sehr langer Atropinanwendung zur Erzielung des gleichen Effekts eine stärkere Lösung erforderlich ist.

¹ LOHMANN, W.: Zur Genese der akkommodativen Mikropie und Makropie. Arch. Augenheilk. 88, H. 3/4, 149—154 (1921).

² McENRI: Idiosyncrasie de l'oeil à l'atropine. Clin. Ophthalm. 1913, 697.

³ WEILL, G.: Über Atropineczem. Klin. Mbl. Augenheilk. 2, 458 (1912).

⁴ MICHAÏL, D.: Eine unbekannte Form von Augenüberempfindlichkeit gegen Atropin Blepharo-Conjunctivitis pseudomembranacea mit Eosinophilie. Cluj. med. 4, Nr 5/6, 145 bis 148 (1923). (Rumänisch.)

⁵ STEFANI: Comment se modifie la réaction de la pupille à l'atropine à la suite de l'usage prolongé de cette substance. Contribution à l'étude de l'adaptation. Arch. ital. de Biol. 41, 1 (1904). — GROENOUW: Über die Wirkung von Atropin und Eserin auf das Leichenaugen. Ber. 36. Vers. d. Ophthalm. Ges. Heidelberg 1910, 112.

⁶ FLEISCHMANN: Arch. f. exp. Path. u. Pharm. 62, 518 (1910).

⁷ METZNER: Mitteilungen über Wirkungen und Verhalten des Atropins im Organismus. Arch. f. exper. Path. 68, 110 (1912).

Der Angriffspunkt des Atropins scheint die Verbindung zwischen den postganglionären Fasern des Oculomotorius und den Muskelzellen der Iris zu sein. Die Nervenendigungen degenerieren mit den Nerven und Atropin wirkt noch nach Nervendurchschneidung und Degeneration der postganglionären Ciliaräste dem Pilocarpin entgegen. Erst sehr große Mengen von Atropin wirken auf den Muskel selbst und lähmen ihn schließlich. (HARNACK und H. H. MEYER.)

Der Angriffspunkt des Atropins liegt peripherer als der des Eserins, da die eserinemphindlichen Elemente der Iris mit der nervösen Degeneration nach Zerstörung der kurzen Ciliarnerven oder des Ganglion cil. verschwinden. Pilocarpin ist dann noch wirksam, wird aber durch Atropin in seiner Wirkung aufgehoben, so daß entweder Atropin noch peripherer angreifen muß und dort jeden Reiz blockiert, oder am gleichen Punkt mit Pilocarpin konkurrierend sich als die avidere Substanz erweist.

Die bisher angenommene Theorie der Atropinwirkung durch Lähmung der parasympathischen Endapparate wurde nach neueren Untersuchungen von O. LOEWI und E. NAVRATIL¹ widerlegt mit dem Nachweis, daß Atropin und die gleichartigen Gifte den infolge Vaguserregung auftretenden „Vagusstoff“ unwirksam machen. (Dieses Ergebnis wurde zunächst am Herzmuskel erzielt.) Eine Wirkung des Atropins auf den Musc. dilatator iridis beobachteten ROCHAT und FEENSTRA².

Klinisches: Die Wirkung auf den Ciliarmuskel ermöglicht durch Ausschaltung des Akkommodationsapparates die sichere Bestimmung der Refraktion. Schmerzhaftes Akkommodationsspasmen können durch Atropin gelöst werden. Bei allen entzündlichen Prozessen im vorderen Teil des Uvealtractus wird die Heilung durch Ruhigstellung des Muskelspiels in der Iris und im Ciliarkörper gefördert. Verwachsungen als Entzündungsfolgen können beseitigt werden. Gelegentlich lassen sich optische Hindernisse, wie zentrale Linsentrübungen oder durch Miosis bedingte Adaptionsstörungen bei Tabikern durch Atropin verringern (GRAFE³). Kräftige Säuglinge sind gegen Atropin sehr wenig empfindlich, abgemagerte dagegen außerordentlich (P. HEIM). Ferner berichten über die Wirkung der Mydriatica bei Säuglingen EHRENREICH, RIESENFELD und RICHTER⁴. Gegen den zu häufigen Gebrauch des Atropins wendet sich H. FRENKEL⁵. Die Beziehungen zwischen Atropinmydriasis und Flüssigkeitswechsel im Kammerwasser untersuchte in neuester Zeit CSAPODY⁶. Über einen Synergismus von Atropin und Blutserum berichtet KIRSTE⁷.

Tropin: $C_8H_{15}NO$ hat lokal angewandt keine Iriswirkung (TWEEDY). Intravenös appliziert (GOTTLIEB) bewirkt 0,2 bis 0,5 mg maximale Mydriasis, die jedoch durch Physostigmin sowie Muscarin beseitigt wird, so daß es sich wohl um keine spezifische, atropinartige Wirkung auf die Nervenendigungen handelt.

Homatropin: (ein Mandelsäureester des Tropins $C_{18}H_{14}NCO \cdot CO \cdot C_7H_7O$). Erweitert die Pupille in 1proz. Lösung nach 10–15 Minuten; maximale Wir-

¹ LOEWI, O. u. E. NAVRATIL: Über das Schicksal des Vagusstoffs. Pflügers Arch. **214**, H. 5/6, 678 (1926) — Über den Mechanismus der Vaguswirkung von Physostigmin und Ergotamin. Pflügers Arch. **214**, H. 5/6, 689 (1926).

² ROCHAT, G. F.: Die Wirkung von Atropin auf den Dilator. Nederl. Tijdschr. Geneesk. **67** I, Nr 13, 1391–1393 (1923). (Holländisch). — ROCHAT, G. F. u. T. P. FEENSTRA: Die Wirkung von Atropin auf den Musculus dilatator pupillae. Werken v. het genootschap ter bevordering v. natuur-, genees- en heilk., Amsterdam 2. Ser. **11**, H. 1, 32–34 (1924). (Holländisch).

³ GRAFE, EDUARD: Münch. med. Wschr. **67**, Nr. 22, 634–635 (1920).

⁴ EHRENREICH, S. u. MARGOT RIESENFELD: Über Atropinwirkung auf das Auge des Säuglings. Z. Kinderheilk. **28**, H. 1, 55–58 (1921). — RICHTER, GERHARD: Die Wirkung des Homatropins auf das Auge des Säuglings. Arch. Kinderheilk. **71**, H. 2, 81–94 (1922). — HEIM, P.: Mtshette Kinderheilk. **15** (1919).

⁵ FRENKEL, HENRI: Sur l'emploi de l'atropine en ophthalmologie. (Die Verwendung des Atropins in der Augenheilkunde.) Arch. d'Ophthalm. **38**, Nr 7, 385–391 (1921).

⁶ CSAPODY, S. v.: Die Atropinmydriasis und der Flüssigkeitswechsel im Auge. Magy. orv. Arch. **27**, H. 2, 151–163 (1926). (Ungarisch.)

⁷ KIRSTE, H.: Über den Synergismus von Atropin-Blutserum. Arch. f. exper. Path. **89**, 106–110 (1921).

kung nach ca. $1\frac{1}{2}$ Stunden für etwa 2 Stunden (HOROWITZ¹). Die Pupillenerweiterung klingt nach 24 Stunden ab. Die Akkommodation ist weniger beeinflusst als durch Atropin. Jedoch ist vollständige Akkommodationslähmung durch wiederholte Applikation zu erreichen. Über die Gefahren der Mydriasis und über dauernde Akkommodationslähmung berichten LEWIS, DECKER und JACKSON². Das Homatropin scheint wie alle Mandelsäureverbindungen analog dem Papaverin direkt auf die Muskelzellen der glatten Muskeln einzuwirken (D. MACHT³). Das d-Homatropin wirkt weniger stark als das l-Homatropin; die Differenz ist aber geringer als bei dem d- und l-Hyoscyamin (JOWETT und PYMAN).

Methylatropin: (Das Nitrat ist das Eumydrin Bayer) wirkt wie Atropin, aber in verminderter Stärke und von kürzerer Dauer. 5proz. Eumydrinlösung wirkt so rasch und stark wie eine 1proz. Atropinlösung. Die Eumydrinmydriasis verschwindet nach ungefähr 3 Tagen. Eumydrin ist giftiger als Homatropin, weniger giftig als Atropin und scheint in allen seinen Eigenschaften etwa in der Mitte zwischen Homatropin und Atropin zu stehen (ERBE⁴, HAAB⁴, LINDENMEYER⁴). Die Wirkung des *Methylatropinbromats* Merck $C_{18}H_{28}NO_3Br$ von VAUBEL⁵ bekanntgegeben, hat ähnliche Wirkung, wie das Methylatropinnitrat in schwächerer Lösung ($\frac{1}{2}$ –1proz. Lösung) (DARIER⁵, WINSELMANN⁵).

Scopolamin in $C_{17}H_{21}NO_4$ (linksdrehend). Dem Atropin nahe verwandt. Eine 1proz. Lösung erweitert die Pupille schneller als Atropin (es ist an der Iris ca. 10 mal wirksamer); die Wirkung dauert aber nur 2 Tage. Es findet in der Augenheilkunde häufig Anwendung als Ersatz für Atropin bei Überempfindlichkeit für Atropin und bei Atropineczem.

Inaktives Scopolamin (Atroscin): Mydriatische Wirkung etwa halb so stark wie die von l-Scopolamin (HUG⁶). $\frac{1}{1000}$ Atroscin erweitert die Pupille nach 7,1 Minuten, maximale Wirkung nach 17,4 Minuten. Akkommodationslähmung beginnt nach 9,7 Minuten. $\frac{1}{100}$ Atroscin bewirkt Mydriasis und Akkommodationslähmung nach 3,2 Minuten (SPIRIN⁷). Es findet sich eine ähnliche Beziehung des pupillomotorischen Effekts zwischen l-Hyoscyamin und Atropin wie zwischen l-Scopolamin und Atroscin (CUSHNY u. PEEBLES⁸).

¹ HOROWITZ: Der Einfluß von Cocain und Homatropin auf Akkommodation und Pupillengröße. Inaug.-Dissert. Berlin — Z. Augenheilk. **28**, 530 (1912).

² LEWIS, WM. W.: Homatropin cycloplegia. Its efficiency and dangers. (Homatropin-mydriasis. Ihre Wirkung und Gefahren.) Amer. J. Ophthalm. **5**, Nr 7, 540–542 (1922). — DECKER, JAY C.: Cycloplegies in refraction permanent loss of accommodation following the use of homatropin. (Cycloplegia und Refraktionsbestimmung; dauernder Verlust der Akkommodation nach Homatropin.) Amer. J. Ophthalm. **7**, Nr 6, 443–445 (1924). — JACKSON, EDWARD: Lasting paralysis of accommodation after using cycloplegics. (Dauernde Akkommodationslähmung nach Gebrauch von Mydriaticis.) Amer. J. Ophthalm. **8**, Nr 3, 207–210 (1925).

³ MACHT, D.: Arch. internat. de pharm. et de therap. **27**, H 3/4, 175–203 (1922). — MACHT, DAVID, I.: Contribution to the chemico-pharmacodynamic relationship of atropin and homatropin. (Beitrag zur pharmakodynamischen Verwandtschaft des Atropins und Homatropins.) Trans. amer. ophthalm. Soc. **20**, 87–90 (1922). — Contribution to the chemico-pharmacodynamic-relationship of atropin and homatropin. (Beitrag zu der Frage der Abhängigkeit der pharmakologischen Wirkung des Atropins und Homatropins von ihrer chemischen Konstitution.) Proc. Soc. exper. Biol. u. Med. **19**, Nr 4, 184–185 (1922).

⁴ ERBE: Eumydrin, ein neuer Atropinersatz. Inaug.-Dissert. München 1903. — HAAB: Eumydrin, ein neues Mydriaticum. Klin. Ärztetage in Zürich, Korresp.-Blatt f. Schweizer Ärzte. **1903**, Nr 22. — LINDENMEYER: Eumydrin, ein neues Mydriaticum. Berl. klin. Wschr. **1903**, Nr 47.

⁵ VAUBEL: Vorläufige Mitteilung über die pharmakol. und therapeut. Wirkung des Methylatropinbromids. Wschr. f. Therap. u. Hyg. d. Auges **6**, Nr. 2 (1902). — DARIER: Das neue Mydriaticum (Methylatropin), ein Ersatzmittel für Homatropin u. Euphthalmin. Ophthalm. Klin. **1902**, Nr 24. — WINSELMANN: Über die Wirkung des Atropinum methylatropinbromat Merck. Ophthalm. Klin. **1903**, Nr. 22.

⁶ HUG: Arch. f. exper. Path. **69**, 45. (1912).

⁷ SPIRIN: Zur Wirkung von Atroscin auf das Auge. Diss. Petersburg 1907.

⁸ CUSHNY, A. R.: On optical isomers. 5. The tropeines. (Über optische Isomere. 5. Die Tropeine.) J. of Pharmacol. **15**, Nr 2, 105–127 (1920). — Über opt. Isomere. VIII. Der Einfluß der Struktur auf die Wirkungsstärke der Tropine. J. of Pharmacol. **29**, Nr 1, 5–16 (1926). — CUSHNY u. PEEBLES: J. of Physiol. **32**, 509 (1905).

Euphthalmin $C_{17}H_{25}NO_3$, ein synthetisches Alkaloid, lähmt wie Atropin die parasympathischen Endapparate in 5–10proz. Lösung (TREUTLER, H. KNAPP, WASSILJEW¹). Es erweitert in 10proz. Lösung die Pupille in 15–20 Minuten; maximale Wirkung in 30–40. Akkommodation bleibt fast intakt. Keine Nebenwirkungen. Keine Vermehrung des Augen-druckes. Ein gutes Mydriaticum für 5–10 Stunden.

3. Parasympathische (lähmende) Wirkung der Adrenalingruppe.

In jüngster Zeit untersuchte Poos systematisch die Wirkungen der Sympathicusreizmittel auf die Muskeln der Iris² und des Ciliarkörpers³. Poos stellte seine Irisuntersuchungen an mittels der ENGELMANNschen, von WESSELY⁴ für die Pupillenmuskeln ausgebauten Suspensionsmethode, die in vitro gestattet, am überlebenden Organ die Kontraktionsbewegungen des Sphincter und Dilator graphisch zu registrieren. Es ergab sich, daß die sog. spastischen Mydriatica, Cocain und Adrenalin nicht nur kontraktionserregend auf den Dilator, sondern zugleich auch aktiv erschlaffend auf den Sphincter einwirken. Die aktive Erschlaffung des Sphincter auf Adrenalin und Cocain erfolgt nach Poos⁵ durch Reizung von sympathischen, kontraktionshemmenden Nervelementen im Sphincter. Da Adrenalin- und Sympathicusreizung im allgemeinen immer den gleichen Effekt haben, wird geschlossen, daß auch in vivo bei jeder Erweiterungsreaktion die in sympathischen Bahnen verläuft, eine aktive Erschlaffung des Sphincter einsetzt.

In Selbstversuchen, bei anderen Versuchspersonen und bei Patienten mit Sympathicuslähmung studierte Poos die Einwirkung von Cocain, Adrenalin (Glaucozan) und Ephedrin auf den Ciliarmuskel, gemessen an dem Verhalten der Akkommodation im SCHEINERSchen Versuch. Das Ephedrin bewirkt bei gleicher Konzentration unter sonst gleichen Bedingungen eine ebenso starke Ciliarmuskelparese wie das Cocain. Die Akkommodationskurven haben den gleichen Charakter, d. h. sowohl hinsichtlich der zeitlichen Verhältnisse, als auch dem Grade nach ist die Wirkung dieser beiden Stoffe auf den Ciliarmuskel die gleiche. Dasselbe gilt vom Adrenalin, wenn es in entsprechenden Dosen angewandt wird. Das Glaucozan (HAMBURGER, eine Mischung von rechtsdrehendem Suprarenin und der letzten optisch inaktiven Vorstufe, Methylaminoacetobrenzkatechin.) entspricht in seiner paretischen Wirkung etwa einer 2proz. Cocainlösung. Die Wirkung ist ähnlich wie an der Iris. Die Akkommodationswirkung tritt ebenso wie die Pupillenerweiterung relativ schnell ein, ist unvollkommen und nach 50–70 Minuten wieder verklungen. Als Angriffspunkte für die Sympathicusreizmittel am Ciliarmuskel werden in Analogie zur Iris Endigungen des Nervus Sympathicus angenommen. Bei Sympathicuslähmung wird diese Annahme sehr wahrscheinlich gemacht durch das besondere Verhalten des Ciliarmuskels den Sympathicusreizmitteln gegenüber. Es konnte nämlich in jedem Falle reiner Sympathicuslähmung ebenso wie an den Irismuskeln auch am Ciliarmuskel eine sehr starke Verschiebung der Grenzkonzentrationen in der phar-

¹ KNAPP, H.: Notiz über den Gebrauch von Euphthalmin. Arch. Augenheilk. **41**, 18 (1900). — WASSILJEW: Einfluß von Euphthalmin auf Pupille und Akkommodation. Petersb. ophthalm. Ges. **9**, 29 — Westn. Ophthalm. **1906**, 310. — TREUTLER: Klin. Mbl. Augenheilk. **1897**, 285.

² Poos, F.: Über den Wirkungsmechanismus der Sympathicusreizmittel auf die isolierten Irismuskeln. Klin. Mbl. Augenheilk. **77**, Juli/Aug.-H., 5–14 (1926).

³ Poos, F.: Zur Pharmakologie der Akkommodationsmuskulatur. Die Wirksamkeit der Sympathicusreizmittel am normalen Auge und bei Sympathicuslähmung. Ber. d. Dtsch. Ophthalm. Ges. Heidelberg 1927. München: J. F. Bergmann 1927.

⁴ WESSELY, K.: Ber. Vers. d. Ophthalm. Ges. Heidelberg 1920.

⁵ Poos, F.: Pharmakolog.-physiolog. Untersuchungen an den isolierten Irismuskeln. Arch. f. exper. Path. **126**, 307–351 (1927).

makologischen Wirksamkeit für Cocain nach oben und für Adrenalin nach unten festgestellt werden.

In Analogie zu anderen glatten Muskeln (Bronchial- und Blasenmuskeln), bei denen auf sympathische Erregung hin eine beschleunigte aktive Erschlaffung eintritt, wird auch für den Ciliarmuskel die Fähigkeit zur aktiven Erschlaffung, die vom Sympathicus reguliert wird, angenommen.

c) An der myoneuralen Zwischenschicht und an den nervösen Endapparaten des Sympathicus.

Erregend: Pupillenerweiterung. Akkommodationsabnahme.

Adrenalin: RADZIEJEWSKY¹ wies 1898 die Wirkungslosigkeit von Nebennierenextrakt auf Pupillenweite und Akkommodation nach Einträufelung in den Conjunctivalsack an 500 Patienten nach. LEWANDOWSKY² zeigte dann, daß nach intravenöser Injektion von Nebennierenextrakt bei der Katze Mydriasis auftritt und stellte bei seinen Beobachtungen als erster fest, daß sich die Wirkung mit der einer sympathischen Reizung decke. Diese Tatsache wurde von LANGLEY³ bestätigt und von ELLIOT⁴ erweitert, der die Ähnlichkeit der Adrenalinwirkung mit direkter elektiver Reizung des Nervus sympathicus für die verschiedensten Organe klarstellte. WESSELY⁵ fand 1900 eine starke Mydriasis bei Hunden und Katzen nach subconjunctivaler Injektion von Adrenalin, das bei conjunctivaler Instillation bei beiden Tierarten keine pupillomotorische Wirkung zeigt. Die Kaninchenpupille reagiert nach Einträufeln deutlich, die Froschpupille am stärksten (MELTZER und AUER⁶). WESSELY⁷ regte an, die Iris zur Prüfung von Adrenalinpräparaten zu verwenden. MELTZER und AUER^{8, 9, 10} fanden 1903, daß nach Exstirpation des Ganglion cerv. sup. die Pupille auf Adrenalin leichter reagiert als am normalen Tier oder nach präganglionärer Durchschneidung des Sympathicus. Zur Wirkung des Adrenalins auf die Pupille betonte WESSELY¹¹, daß der Angriffspunkt an den Muskelzellen des Dilator selbst liege und nicht an den Endigungen des Nervus sympathicus. Die nach Exstirpation des Ganglions für Adrenalin sensibilisierende Wirkung beginnt nach 24 bis 48 Stunden und bleibt dauernd erhalten. ELLIOT beobachtete sie noch nach 10 Monaten. Die durch Atropin erweiterte Pupille wird durch Adrenalin maximal mydriatisch. Die Steigerung der Empfindlichkeit der Irisrezeptoren für Adrenalin nach Trennung vom Ganglion cerv. sup. bestimmten EHRMANN¹² 1905, den enucleierten Froschbulbus als Testobjekt zur Bestimmung kleiner Adrenalinmengen

¹ RADZIEJEWSKY, M.: Berl. Klin. Wschr. **1898**, Nr 35, 572.

² LEWANDOWSKY: Zbl. Physiol. **12**, 599; **14**, 433 (1898) — Arch. f. Physiol. **1899**, 360.

³ LANGLEY, J. N.: J. of Physiol. **27**, 237 (1901).

⁴ ELLIOT, T. R.: J. of Physiol. **31**, 21 (1904).

⁵ WESSELY, K.: Über die Wirkung des Suprarenins auf das Auge. Ber. d. Ophthalm. Ges. Heidelberg **1900**, 69.

⁶ MELTZER u. AUER: Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **1**, 47, 1904.

⁷ WESSELY, K.: Verh. Ges. deutsch. Naturforsch. S. 392. 74. Vers. in Leipzig 1902.

⁸ MELTZER, S. J. u. C. MELTZER-AUER: Z. Physiol. **17**, 1903.

⁹ MELTZER u. MELTZER-AUER: Über die Einwirkung von subcutan. Einspritzungen und Einträufelungen von Adrenalin in den Bindehautsack auf die Pupillen von Kaninchen, deren oberes Halsganglion entfernt ist. Zbl. Physiol. **22**, 1904.

¹⁰ MELTZER: Über die Einwirkung von subcutan. Einspritzungen von Adrenalin auf das Auge von Katzen, deren Sympath. reseziert und deren oberes Halsganglion entfernt ist. Zbl. Physiol. **22** (1904).

¹¹ WESSELY, K.: Über die Wirkung der verschiedenen Nebennierenpräparate auf das Auge. Berl. Ophthalm. Ges. 1903 — Ophthalm. Klin. **1903**, 265.

¹² EHRMANN, R.: Arch. f. exper. Path. **53**, 97 (1905).

in einer Flüssigkeit zu verwenden. Das enucleierte Froschauge reagiert noch in einer Adrenalinverdünnung von 1:4 Millionen mit Pupillenerweiterung.

HOSKINS¹ fand 1911/12 nach Entfernung der Hornhaut eine Konzentration von 1:100 Millionen noch wirksam. POOS² (1927) beobachtete am isolierten Dilatorpräparat sogar noch einen Effekt bei einer Adrenalinverdünnung von 1:500 Millionen bis 1:1 Milliarde. Da die Wirksamkeit des Adrenalins nach völliger Degeneration der Nervenfasern und ihrer Endigungen dauernd erhalten bleibt (LANGLEY³, ELLIOT⁴), muß der Angriffspunkt des Adrenalins sehr weit peripher liegen und kann nicht mehr zu den trophisch vom Sympathicus abhängigen Zellen gehören. Ob der Angriffspunkt an der contractilen Substanz selbst, oder an der myoneuralen Zwischenschicht (LANGLEY) liegt, ist noch nicht entschieden. Die Eigenart des Adrenalins, an seinen Erfolgsorganen wie die direkte Reizung des Nervus sympathicus selbst zu wirken und nur dort zu wirken, wo der Sympathicus wirkt, sowohl im Sinne der Erregung wie der Hemmung, spricht für die allernächste Beziehung zur Nervenendsubstanz. Als Ursache der Empfindlichkeitssteigerung (16—40fach SHIMIDZU⁵) des Dilator gegen Adrenalin nach Entfernung des Ganglion Cerv. sup. wird der Fortfall von dort ausgehenden den Dilator hemmenden Einflüssen betrachtet. Die Verbesserung der lokalen Resorptionsbedingungen für Adrenalin soll daneben nach STRAUB⁶ eine Rolle spielen. Auf der Sensibilisierung der Iris der Säugetiere für Adrenalin nach Exstirpation des Gangl. cerv. sup. beruht eine Methode zur Bestimmung der Adrenalinabgabe aus den Nebennieren (STEWART⁷, DALE⁸, STEWART und ROGOFF⁹). Eine Erregbarkeitssteigerung der adrenalinempfindlichen Apparate im Auge tritt auch durch Cocain ein, das in geringsten, an sich unwirksamen Mengen zu einer starken Dilatorwirkung mit Adrenalin führt (FRÖHLICH und LOEWI¹⁰) (Potenzierung der Wirkung). Eine ähnliche Sensibilisierung des Dilators findet sich bei Pankreasinsuffizienz bzw. Exstirpation und bei Basedowkrankungen bzw. thyreotoxischen Zuständen mit gesteigerter Erregbarkeit der sympathischen Innervation (O. LOEWI^{11,12}). Als Ursache der erhöhten Adrenalinempfindlichkeit betrachten A. LOEWY und ROSENBERG¹³ Hyperglykämie. Das Pankreas scheint auf einige sympathisch innervierte Organe hemmend zu wirken. POOS¹⁴ fand, daß sich die atropinisierte Kanincheniris nach vorheriger Exstirpation des Ganglion cerv. sup. auf Exstirpation des Pankreas hin noch bedeutend erweitert. Nach Exstirpation der Nebennieren des Kaninchens zeigten POOS und RISSE¹⁵, daß eine die Atropinwirkung ausgleichende Einwirkung von eserine

¹ HOSKINS, R. Y.: J. of Pharmacol. **3**, 93 (1911/12).

² POOS: Pharmacol. u. physiol. Untersuchungen. Arch. f. exper. Path. **126**, H. 5/6 (1927).

³ LANGLEY: J. of Physiol. **33**, 374 (1905).

⁴ ELLIOT, T. R.: J. of Physiol. **32**, 401 (1905).

⁵ SHIMIDZU, K.: Versuche über die Steigerung der Adrenalinempfindlichkeit symp. innervierter Organe nach der Abtrennung von den zugehörigen Ganglien. Arch. f. exper. Path. **104**, 254—264 (1924).

⁶ STRAUB, H.: Die Wirkung von Adrenalin in ihrer Beziehung zur Innervation der Iris u. zur Funktion des Ganglion cerv. sup. Pflügers Arch. **134**, 15 (1910).

⁷ STEWART, G. N., J. M. ROGOFF u. F. S. GIBSON: J. of Pharmacol. **8**, 205 (1916).

⁸ DALE, H. H. u. P. P. LAIDLAW: J. of Physiol. **45**, 1 (1912/13).

⁹ STEWART, G. N. u. J. M. ROGOFF: J. of Pharmacol. **8**, 479 (1916).

¹⁰ FRÖHLICH, A. u. O. LOEWI: Arch. f. exper. Path. **62**, 159 (1910).

¹¹ LOEWI, O.: Wien. klin. Wschr. **1907**, Nr 25, 782.

¹² LOEWI, O.: Arch. f. exper. Path. **59**, 83 (1908).

¹³ LOEWY, A. u. ROSENBERG: Biochem. Z. **67**, 323 (1914).

¹⁴ POOS, FR.: Insulinmiosis und Adrenalinmydriasis. Experimente über eine neue antagonistische Wirkung von Pankreas und Nebennierenhormon auf das Auge. Ber. Ophthalm. Ges. Heidelberg **1925**.

¹⁵ POOS u. RISSE: Arch. f. exper. Path. **112**, H. 3/4 (1926).

artigem Charakter auftritt; dieser miotische Effekt nach Nebennierenexstirpation wird einem Überwiegen der Pankreasfunktion bzw. einer überwiegenden Insulinwirkung zugeschrieben. Diese Insulinmiosis konnte durch Traubenzuckerinjektionen prompt aufgehoben werden. Nach Pankreasexstirpation und nach Adrenalininjektionen sterben Kaninchen mit maximal weiten Pupillen; diese Mydriasis bleibt viele Stunden (PLACZEK¹). Nach Nebennierenexstirpation oder Insulininjektion sterben Kaninchen mit miotischen Pupillen; die Miosis bleibt viele Stunden (Poos). Es scheint nach diesen Untersuchungen ein Antagonismus zwischen Adrenalin und Insulin zu bestehen; es handelt sich aber um keinen echten Antagonismus, da das Adrenalin auf den Dilator, Insulin dagegen auf den Sphincter iridis erregend wirkt. Am isolierten Sphincterpräparat fand Poos, daß Adrenalin in einer Lösung von 1:1 Million den Sphincter vollständig erschlaßt (s. oben) und daß trotzdem Insulin tonisierend wirkt. In vitro ergab sich also das gleiche Resultat einer entgegengesetzten Wirkung von Adrenalin und Insulin an den Muskeln der Iris wie am Auge in vivo. Analoges wurde an der Darmmuskulatur nachgewiesen. Während H. STRAUB aus seinen Versuchen schloß, daß der Sphincter iridis gegen Adrenalin unempfindlich sei, machen es neue Untersuchungen von DON R. JOSEPH² wahrscheinlich, daß die Sphinctermuskulatur auf Adrenalin wie auf Sympathicusreizung aktiv erschlaßt. Der isolierte Sphincter iridis reagiert nach Poos'³ jüngsten Untersuchungen auf Adrenalinlösungen der gleichen Konzentration, die am Dilator erregt, mit einer prompt einsetzenden und schnell fortschreitenden Erschlaffung. Der Einfluß der Reaktion der Lösung auf den Effekt zeigte sich bei dieser Einwirkung von großem Wert: im alkalischen Lösungsmilieu $p_H = 7,9$ hat Adrenalin (1:1 Million) eine verstärkte Wirkung auf den Sphincter (Lähmung) gegenüber einer abgeschwächten Wirkung der Substanz bei gleicher Konzentration in saurem Lösungsmilieu $p_H = 6,8$. Dieser Effekt ist a fortiori, da Alkalisierung an sich den Sphinctertonus erhöht, aber die Adrenalinempfindlichkeit des Sphincter im Sinne verstärkter Erschlaffung steigert (über die weiteren Untersuchungen von Poos über die lähmende Wirkung auf Sphincter und Akkommodationsmuskeln durch Adrenalin siehe unter parasympathischer Wirkung). Die Wirkung der H-Ionenkonzentration auf den Adrenalineffekt untersuchte auch McCARRISON⁴.

Über „inverse Adrenalinwirkung“ berichtet C. AMSLER⁵, der vagale Reizwirkungen an Augen beobachtete, die mit Nicotin und Ergotoxin vorbehandelt waren und durch Lähmung der sympathischen Nervenendigungen eine Erregbarkeitssteigerung der parasympathischen Apparate aufwiesen. Unter diesen Bedingungen trat eine vagotrope Wirkung des Adrenalins zutage. McSWINEY und BROWN⁶ halten ebenfalls die Umkehr der Adrenalinwirkung für bedingt durch den veränderten Tonuszustand der glatten Muskulatur. Ionenverschiebung betrachtet TUROLT⁷ als Ursache für die Umkehr der Adrenalinwirkung am glatten Muskel, und er kommt wohl mit dieser Hypothese dem Mechanismus am nächsten (Verschiebung des Ca-K-Gleichgewichtes). Ca-Entziehung wirkt sensibilisierend auf den Dilator (CHIARI und FRÖHLICH⁸ an der oxalatvergifteten Katze), und

¹ PLACZEK: Virchows Arch. **173**, 172 (1903).

² JOSEPH, DON R.: Amer. J. Physiol. **42**, 608 (1916); **55**, 279 (1921).

³ POOS, FR.: Pharmakol. und physiol. Untersuchungen. Arch. f. exper. Path. **126**, H. 5/6, 327 (1927).

⁴ McCARRISON, R.: Brit. med. J. **1923**, 101.

⁵ AMSLER, C.: Über inverse Adrenalinwirkung. Pflügers Arch. **185**, 86—92 (1920).

⁶ McSWINEY u. BROWN: Umkehr d. Adrenalinwirkung. J. of Physiol. **62**, Nr 1, 52—64 (1926).

⁷ TUROLT, MAX: Umkehr der Adrenalinwirkung auf den überlebenden Uterus durch Ionenverschiebung. Arch. Gynäk. **115**, 600—610 (1922).

⁸ CHIARI, R. u. A. FRÖHLICH: Arch. f. exper. Path. **64**, 214 (1911).

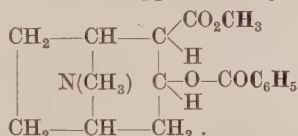
Ca-Überschuß schwächt ab (AUER und MELTZER¹ an der Katze nach intravenösen Injektionen von CaCl_2 ; ferner SCHRANK² am ausgeschnittenen Froschauge).

Über einen eigenartigen Wirkungsmodus des Adrenalins berichtet LICHTWITZ³, der nach Anwendung der Substanz am Bein des Frosches, das nur durch den Nervus ischiadicus mit dem Rumpf in Verbindung stand, eine prompte Pupillenerweiterung beobachtete. REBELLO und PEREIRA⁴ sowie KOPPANYI und LANGHTON⁵ bestätigten diese Beobachtung. Es wird eine Beförderung des Adrenalins auf den Nerven angenommen. Reize anderer Art hatten keine Mydriasis zur Folge. Vielleicht handelt es sich bei dieser Wirkung um einen sympathischen Reflexvorgang, ausgelöst durch den spezifischen Reiz an einer beliebigen Rezeptorenstelle des adrenalinempfindlichen Systems. An eine teils zentrale Wirkung denkt GAUTIER⁶, der nach Injektion des Adrenalins in den Rückenlymphsack des Frosches die Wirkung am Auge noch länger als die Substanz im Blute beobachtete.

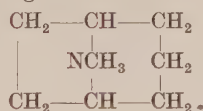
Gesteigerte Adrenalinmydriasis tritt nach EPPINGER, FALTA und RUDINGER⁷ nach chronischer Fütterung mit Schilddrüsensubstanz auf (nach und ohne Schilddrüsenexstirpation), ferner bei Säuglingen mit alimentärer Intoxikation (FEER) und anderen chronischen Erkrankungen (BEREND und TEZNER). Adrenalinmydriasis wurde ferner beobachtet bei verschiedenen Affektionen des Peritoneums, des Magen und Darms (ZAK^{8,9}), bei chronischen Nierenerkrankungen (KATO und WATANABE¹⁰).

Die Adrenalinmydriasis wird durch Eserin nicht beeinflusst, und die Eserinmiosis ist durch Adrenalin schnell zu beseitigen (GAUTIER¹¹).

Cocain enthält die drei chemischen Gruppen: Benzoyl, Methyl, Ekgonin:



In seiner Konstitution (WILLSTÄTTER¹²⁻¹⁶) steht es dem Atropin nahe. Das Ekgonin ist Tropincarbonsäure, also der einen Komponente, des Atropins, dem Tropin nächstverwandt (siehe Seite 207); beiden Substanzen gemeinsam ist der Tropanring



¹ AUER, J. u. S. J. MELTZER: Amer. J. Physiol. **25**, 43 (1909/10).

² SCHRANK, FR.: Z. klin. Med. **67**, 230 (1909).

³ LICHTWITZ: Arch. f. exper. Path. **58**, 221 (1908).

⁴ REBELLO u. PEREIRA: C. r. Soc. Biol. **85** (1921).

⁵ KOPPANYI, TH. a. LANGHTON: Vgl. Studien über die Pupillenreaktion bei Vierfüßlern. Amer. J. Physiol. **71**, 274—276 (1925).

⁶ GAUTIER, CL.: Die Adrenalinzirkulation beim Frosch nach Injektion in den Rückenlymphsack. C. r. Soc. Biol. **87**, Nr 22, 159—161 (1922).

⁷ EPPINGER, H., W. FALTA u. C. RUDINGER: Z. klin. Med. **66**, 1 (1908).

⁸ ZAK, EMIL: Zur Kenntnis der Adrenalinmydriasis. Verh. d. 25. Kongr. f. inn. Med. 1908.

⁹ ZAK: Experimentelle und klinische Beobachtungen über Störungen symp. Innervation. Pflügers Arch. **132**, 175 (1910).

¹⁰ KATO u. WATANABE: Die Adrenalinmydriasis bei chron. Nephritis. Tohoku J. of exper. Med. **1**, Nr 2, 187—19 (1920).

¹¹ GAUTIER, CL.: C. r. Soc. Biol. **87**, Nr 39, 1402—1403 (1922).

¹² WILLSTÄTTER, R.: Ber. dtsch. chem. Ges. **1898**, 31, 1534.

¹³ WILLSTÄTTER, R. u. W. MÜLLER: Ber. dtsch. chem. Ges. **1898**, 31, 2655.

¹⁴ WILLSTÄTTER, R.: Ann. Chem. **317**, 204, 267, 307 (1901); **326**, 1, 23 (1902).

¹⁵ WILLSTÄTTER, R. u. A. BODE: Ann. Chem. **326**, 42 (1902).

¹⁶ WILLSTÄTTER, PFANNENSTIEL u. BOMMER: Ann. Chem. **422**, 1, 15 (1918/21).

Untersuchungen über die Bedeutung der einzelnen Komponenten ergaben, daß man die sensibilitätslähmende Wirkung nicht auf eine bestimmte Komponente zu beziehen hat, sondern daß der Einfluß auf die sensiblen Nerven von allen drei Hauptgruppen und von ihrer Lagerung im Molekül abhängig ist. Nach POULSSON¹ sind die Beziehungen der einzelnen chemischen Gruppen zur Wirkung des Cocains so zu denken: die Benzoylkomponente dient zur Verankerung der Substanz am Nerven. Ihre Substitution durch andere Säureradikale verändert die anästhesierende Eigenschaft bis zur Unwirksamkeit. Für die Methylgruppe ist die Stellung im Molekül entscheidend, sie läßt sich dann aber durch andere Alkoholradikale vertreten. Es kommt dann nur darauf an, daß an bestimmter Stelle im Molekül der Wasserstoff des Carboxyls durch eine Alkylgruppe ersetzt wird und der Charakter eines zusammengesetzten Äthers entsteht. In der chemischen Struktur des Ekgonins findet sich die Grundlage für die Wirkung des Cocains auf die autonomen Nerven. Ebenso wie das Tropin im Atropin dem ganzen Molekül seinen spezifischen Charakter verleiht. Durch die Untersuchungen über die Wirksamkeit des Cocains auf Pupille und Ciliarmuskel erfahren die Vorstellungen über die Beziehungen der Struktur eines zusammengesetzten Moleküls zum pharmakologischen Effekt eine weitere Festigung.

Nach Einträufelung einer 2proz. Lösung in den Bindehautsack des Menschen erweitert sich zunächst die Lidspalte durch Reizung des MÜLLERSchen Muskels, etwas später beginnt die Pupille sich zu vergrößern (nach 5—20 Minuten). Die Wirkung hält 6—20 Stunden an (H. SCHULTZ). Zu maximaler Mydriasis kommt es nicht. Licht und Konvergenzreaktionen bleiben erhalten bei oft sogar vergrößerter Amplitude. Die Wirkung auf den Ciliarmuskel beginnt nach 5 bis 10 Minuten (HOROWITZ²), ist maximal nach einer halben Stunde und bleibt 10—15 Minuten auf der Höhe. Zur vollständigen Akkommodationslähmung kommt es nur nach großen Dosen. Die Intensität der Lähmung des Akkommodationsmuskels nach einem Tropfen einer 6proz. Lösung entspricht ca. 3 Dioptrien. Die individuellen Unterschiede des Cocaineffektes bei Menschen sind außerordentlich groß und scheinen außer von anatomischen Varianten in der Struktur der Augen vom Nerventonus in besonderer Weise abhängig zu sein. A. RIZZO³ untersuchte in jüngster Zeit die Cocainmydriasis bei Menschen und Tieren sehr eingehend.

Die Wirkung des Cocains auf Pupille und Ciliarmuskel ist nicht als Folge der Lähmung der sensiblen Trigeminusendigungen in der Hornhaut und der Conjunctiva aufzufassen, in der Weise, daß die Muskelfasern sich nach Fortfall eines nunmehr unterbrochenen Kontraktionsreflexes ausdehnen würden. Diese Erklärung wird dadurch unhaltbar, daß nach Anwendung anderer Anästhetics, wie des Eucains, des Holocains und des Aल्पins, trotz kompletter Lähmung des sensiblen Endapparates in der Hornhaut und der Conjunctiva *keine Pupillenwirkung* zu beobachten ist. Also wirkt Cocain auf die Pupille selbst. Nach Durchschneidung des Sympathicus peripher vom Ganglion cerv. sup. vermag Cocain zunächst noch die verengerte Pupille zu erweitern; nach Eintritt der Degeneration der sympathischen Nervenendigungen bleibt Cocain aber unwirksam, die Wirkung ist also an die sympathische Innervation des Musculus dilatator gebunden. Unter Cocain bleibt der Oculomotorius für den elektrischen Strom erregbar, die Lichtreaktion der Pupille erhalten, wenn auch beeinträchtigt.

¹ POULSSON, E.: Lehrbuch der Pharmakologie, S. 99. Leipzig: S. Hirzel 1922.

² HOROWITZ: Der Einfluß von Cocain und Homatropin auf Akkommodation und Pupillengröße. Inaug.-Dissert. Berlin 1912 — Z. Augenheilk. **28**, 536 (1912).

³ RIZZO, ANT.: Sulla midriasi da cocaina, Ann. ottalm. **55**, H. 1 u. 2, 1 bis 35 (1927) — dsgl. Centralbl. f. Ophth. **18**, 666 (1927).

Bei Anwendung höherer Dosen von Cocain läßt sich mit der Zeit eine immer stärkere Beteiligung des Oculomotorius (Sphincter und Ciliarmuskel) feststellen, d. h. es tritt eine zunehmende Herabsetzung der Erregbarkeit seiner Nervenendigungen ein.

Es dürfte dieser parasympathische Effekt des Cocains auf die Wirksamkeit der Ekgoninkomponente zu beziehen sein, da andere Anaesthetica, die diese Komponente nicht enthalten, auch eine parasympathische Wirkung vermissen lassen, ebenso wie die Beeinflussung des Sympathicus bei ihnen fehlt. Die Verwandtschaft in der Struktur des Cocains mit dem Atropin über den Tropanring kommt neben der eben erörterten atropinähnlichen Wirkung des Cocains auf Pupille und Ciliarkörper auch in einem cocainähnlichen Effekt des Atropins auf die sensiblen Endigungen des Trigemini an Hornhaut und Conjunctiva in Form einer schwachen Anästhesie zur Geltung.

Ob auch die Pupillen und Akkommodationswirkung des Cocains proportional der Alkaleszenz der Lösung zunimmt, wie es RÉGNIER¹ für die anästhetische Kraft nachwies, bedarf noch der Klärung. Die neuesten Untersuchungen von Poos über die Wirkung der Wasserstoffionenkonzentration auf den motorischen Effekt an Sphincter und Dilator iridis lassen dies vermuten.

Wirkungsmechanismus. Außer der Auffassung des mydriatischen Cocaineffektes am Auge als Ausdruck einer Sympathicusreizung, die eine Ausnahme darstellen würde, da Cocain im übrigen die peripheren Nerven lähmt, ergibt sich aus Folgendem eine andere Vorstellung über den Wirkungsmechanismus: Exstirpation des Ganglion cerv. sup. sensibilisiert nach MELTZER² die Iris für Adrenalin bei lokaler und subcutaner Applikation. Die Ursache dazu muß also in der Beseitigung vom Ganglion ausgehender Hemmungen der Adrenalinempfindlichkeit liegen. Nach FRÖHLICH und LOEWI³ sensibilisiert Cocain das Auge in ähnlicher Weise gegen Adrenalin wie die Ganglionexstirpation. 2 mg Adrenalin bei der Katze intravenös injiziert bleibt ohne Pupillenerweiterung. Nach vorausgeschickter Injektion von 5 mg Cocain, das allein die Pupille mittelweit dilatiert, hat die gleiche Adrenalinmenge eine maximale Mydriasis zur Folge. Der gleiche Effekt wird erzielt bei lokaler Cocainvorbehandlung des Auges und nachfolgender Adrenalininjektion. Es scheint hiernach, daß Cocain normale Hemmungen des Dilators lähmt, was mit dem allgemeinen Charakter der Cocainwirkung (Ausschaltung nervöser Impulse) übereinstimmen würde. Auf diese Weise würde also Cocain die Iris für die normalen Adrenalinreize vom Blut her empfindlicher machen und die Mydriasis durch die Beseitigung eines sympathischen Hemmungstonus hervorrufen. Klinisch wird diese Auffassung einer Sensibilisierung der Nerven durch Cocain für Adrenalin bzw. der Ausschaltung einer Adrenalinhemmung durch Beobachtungen von URY⁴ an Schwangeren und Wöchnerinnen in den ersten Tagen nach der Geburt bestätigt; es fand sich in dieser Zeit eine ausgesprochene Erhöhung der Adrenalinempfindlichkeit infolge hohen Adrenalinpiegels im Blut. Pupillenerweiterung erfolgte schon nach Instillation von $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{10}$ proz. Cocainlösung, während es dazu bei normalen Frauen einer $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ proz. Lösung bedarf.

Die Cocainpupille reagiert auf jeden Sphincterreiz und verengt sich auf Muscarin, Pilocarpin und Eserin. Atropin ist stärkster Synergist des Cocains und macht durch Lähmung des Antagonisten (Sphincter) zusammen mit Cocain maximale Mydriasis.

¹ RÉGNIER, J.: C. r. Acad. Sci. **179**, Nr 5, 344—356 (1924).

² MELTZER, G. J. a. C. AUER-MELTZER: Amer. J. Physiol. **11**, 28 (1904).

³ FRÖHLICH, A. u. O. LOEWI: Arch. f. exper. Path. **62**, 159 (1910).

⁴ URY, C.: Z. Geburtsh. u. Gyn. **69**, 621 (1911).

Beim Kaninchen bewirkt Instillation von Cocain in 5proz. Lösung in den Conjunctivalsack keine Sphincterschwächung. Als Maßstab diente die Wirkung von nachfolgender Eserineinträufelung (MILLER¹). Ebenso wenig fand MILLER einen Einfluß von Cocainlösung 1:10000 auf den isolierten überlebenden Sphincter bei Stieren und Hunden. Cocainlösung 1:1000 bewirkte eine gewisse Erschlaffung. POOS² kam dagegen zu dem Ergebnis, daß an der isolierten Iris des Hundes noch Cocain 1:100000 eine Erschlaffung des Sphincter bewirkt.

Über die Wirkung des Cocains auf die Pupille in Beziehung zum Ergotoxin (s. auch dieses) stellte GOLD³ Untersuchungen an und fand, daß Ergotoxin die durch Cocain erweiterte Pupille maximal verengt. Die Ergotoxinmiosis wird durch Cocain nicht beeinflusst. Im übrigen bestätigt er die Auffassung, daß Cocain die Erregbarkeit des Dilators steigert, im Gegensatz zu Adrenalin, das selbst erregend wirkt. Mit der Cocainmydriasis beschäftigte sich in neuester Zeit in sehr eingehender Weise RIZZO⁴, ohne indessen Wesentliches zur Klärung der Frage des Wirkungsmechanismus des Cocains beizutragen. MACCO und FIUMARA⁵ beobachteten eine erhebliche Verlangsamung der Akkommodation nach subcutaner Injektion von 0,01 Cocain, bei nicht an Cocain gewöhnten Personen. STELLA⁶ stellte die sehr interessante Tatsache fest, daß nach Überschreiten des Maximums der Cocainmydriasis vor Erreichen des früheren Durchmessers meist eine zweite Erweiterung beginnt, die nicht so stark ist wie die erste und etwas kürzer dauert. So fand er meist zwei maximale Erweiterungen, zwischen denen ein relatives miotisches Intervall von ca. 1 Stunde liegt, ohne daß dabei jedoch der anfängliche Durchmesser erreicht wurde. Bei 89,4% der Untersuchten wurde die linke Pupille weiter als die rechte. Kurz vorübergehende Miosis beobachtete STELLA öfters. Ob evtl. periodische Schwankungen im Adrenalinspiegel des Blutes bzw. des Kammerwassers die doppelte Erweiterung der Pupille auf Cocainsensibilisierung bedingen, wäre von Interesse festzustellen.

Über die Beeinflussung der Cocainderivate und der Ersatzpräparate auf Iris und Akkommodation sei hier nur kurz berichtet. Der Mechanismus der Wirkung ist bisher nicht bekannt. Es bedarf hier ihrer Erwähnung wegen der praktischen Bedeutung der Substanzen für die Augenheilkunde.

Cocainderivate und Ersatzstoffe. Tropicocain (Benzoylpseudotropin) macht ab und zu leichte Pupillenerweiterung.

Eine sehr starke mydriatische Wirkung hat eine Oxy-Piperidin-Carbonsäure; das daraus entwickelte Eucain wirkt auf Pupille und Akkommodation nicht, macht auch keine Ischämie, sondern Hyperämie und Reizung der Conjunctiva und setzt den intraokularen Druck herab.

Pyrrolidinderivate machen keine Mydriasis.

Orthoformgruppe (Derivate der Benzoesäure):

Stovain bewirkt keine Veränderung der Pupille oder leichte Miosis, es fehlt die dem Cocain eigentümliche Wirkung auf den Sympathicus. *Alypin* (Chlorhydrat des Tetramethyldiamino-Benzoylpentanol) in schwächerer Lösung keine Akkommodationswirkung; in 5proz.

¹ MILLER, S. H.: Die Wirkung des Cocains auf die Iris. J. of Pharmacol 28, Nr 2, 219—231 (1926).

² POOS, FR.: Über die Wirkung der Sympathicusreizmittel auf die isolierten Irismuskeln. Klin. Mbl. Augenheilk. 77, 5—14 (1926).

³ GOLD, HARRY: Der Angriffspunkt der mydriatischen Wirkung von Cocain. J. of Pharmacol. 23, Nr 5, 365—372 (1924).

⁴ RIZZO, ANTONINO: Sulla midriasi da cocaina. Ann. Oftalm. 55, H. 1/2, 1—35 (1927). — dgl. siehe Zbl. Ophthalm. 18, H. 12, 666 (1927).

⁵ MACCO, G. DI e A. FIUMARA: Änderungen der Akkommodation unter dem Einfluß des Cocains. Arch. Farmacol. sper. 37, H. 12, 278—286 (1924).

⁶ STELLA, P.: La midriasi cocainica. Riv. otol. neuro-ott. 1, H. 4/5, 396—406 (1924).

Lösung leichte Mydriasis (KÖLLNER¹), geringe Akkommodationsparese, geringe Druckherabsetzung, keinen Effekt auf den MÜLLERSchen Muskel (IMPENS²).

Novocain beeinflusst Pupille, Akkommodation und intraokularen Druck nicht (LIEBERMANN jr.³ und WINTERSTEINER⁴). *Butyn* zeigt ebenfalls keine pupillomotorische Wirkung.

Tutocain, das in den letzten Jahren als Anaestheticum zur Bedeutung gekommen ist (SCHULEMANN) macht mäßige Mydriasis (HANKÉ u. SATTLER⁵). Starke Erweiterung tritt nach subconjunctivaler Injektion auf (KREBS⁶). Am eingehendsten wurde die pupillomotorische Wirkung des Tutocains von FRESE⁷ untersucht. Die Pupillenerweiterung bei Tutocain tritt erst nach 4 Tropfen einer 2proz. Lösung auf, ist wesentlich geringer als bei Cocain, dauert nicht so lange und beginnt erst längere Zeit nach Einsetzen der Anästhesie; die durch Tutocain erweiterte Pupille verengt sich durch Eserin stärker und schneller als die Cocainpupille. Eine Verminderung der Akkommodation wurde nie beobachtet. Zu einer leichten Mydriasis für Augenhintergrundsuntersuchungen wird Tutocain von MONTANELLI⁸ empfohlen.

Psicain = *l-ψ-Cocain* (WILLSTÄTTER⁹) hat keine pupillomotorische oder Akkommodationswirkung bei Instillation (SATTLER u. WEINBERG¹⁰). Geringe Pupillenwirkung wurde von GOTTLIEB¹¹ nach Injektion von *Psicain* beobachtet. Am Pferdeauge konnte keine pupillomotorische Wirkung beobachtet werden (LEHR¹²). Weitere Bestätigung des Fehlens einer Wirkung auf Pupille und Akkommodation von RUMBAUER¹³, KREY¹⁴ und BJÖRKMAN¹⁵. Auch das *d-ψ-Cocainnatriumtartricum* mit nahezu neutraler Reaktion (*Psicain N*) zeigte ebenfalls nach KREY keine pupillomotorische Wirkung. Die Wirkungslosigkeit der *Psicain*-präparate auf die Iris ist noch nicht geklärt (Dextrogenie oder Cis-trans-Isomerie?) (BJÖRKMAN und Mitarbeiter).

Ein neues französisches Anaestheticum Carbaïne (ein Carbonat des Paraminobenzoeäthers des Diäthylaminoäthanol in Lösung mit bestimmter p_H -Konzentration) aus dem Laboratorium Clin hat nach MAWAS¹⁶ fast keine Wirkung auf die Pupille (und auch nicht auf den Augendruck).

Pituitrin und Thyreotoxin. Die Angaben über die Wirkung von Pituitrin bei Einspritzung in die Blutbahn differieren stark. Untersuchungen über die Wirkung von Pituitrin auf die Iris des Warmblüters bei lokaler Anwendung stellte POLLOCK¹⁷ an. Die lokale Anwendung des Pituitrins von Parke, Davis & Co. ergab in 94% Pupillenerweiterung. Diese Wirkung trat verstärkt auf bei Durchschneidung des Sympathicus unterhalb des Ganglion cerv. sup., noch stärker nach Entfernung entweder dieses Ganglions oder des Ganglions ciliare und war am deutlichsten nach gleichzeitiger Ausschaltung beider Ganglien. POLLOCK nimmt eine dem Adrenalin ähnliche Wirkung auf einen selbständigen Nervenplexus in

¹ KÖLLNER, H.: Über die Bedeutung des Atypins für die Augenheilkunde. Berl. Klin. Wschr. **1905**, Nr 43.

² IMPENS, E.: Arch. f. Physiol. **110**, 21 (1905) — Dtsch. med. Wschr. **1905**, Nr 29.

³ LIEBERMANN jr.: Die Anwendung der neueren Lokalanaesthetica in der Augenheilkunde. Szemézat Nr 5.

⁴ WINTERSTEINER, H.: Wien. klin. Wschr. **1906**, 1339.

⁵ HANKÉ, V.: Tutocain, ein neues Anästhetikum in der Augenheilk. Klin. Mbl. Augenheilk. **72**, 708—711 (1924). — SATTLER, C. H.: Neuere Cocainersatzmittel in der Augenheilkunde. Z. Augenheilk. **56**, 170—173 (1925).

⁶ KREBS, H.: Tutocain, ein neues Anästheticum. Münch. med. Wschr. **71**, Nr 20, 647 (1924).

⁷ FRESE, H.: Tutocain in der Ophthalmologie. Klin. Wschr. **3**, Nr 28, 1269—1271 (1924).

⁸ MONTANELLI, G.: La „tutocaina“. Lett. oftalm. **3**, 137—147 (1926).

⁹ WILLSTÄTTER, R.: Über die Synthese des *Psicains*. Münch. med. Wschr. **71**, Nr 26 (1924).

¹⁰ WEINBERG, G.: *Psicain* in der Augenpraxis. Med. Klin. **21**, Nr 13 (1925).

¹¹ GOTTLIEB, R.: Pharmakologische Untersuchungen über die Stereoisomerie der Cocaine. Arch. f. exper. Path. **97**, H. 1—6, 111 (1923).

¹² LEHR, L.: Versuche mit *Psicain*. Wien. tierärztl. Wochenschr. **13**, 425—429 (1926).

¹³ RUMBAUER, W.: *Psicain* in der Augenheilkunde. Klin. Wschr. **4**, 2066—2068 (1925).

¹⁴ KREY, O.: *Psicain* in der Augenheilkunde. Klin. Mbl. f. August **75**, 399—404 (1925).

¹⁵ BJÖRKMAN, WIBERG u. SANTESSON: Vergleichende Untersuchungen über die Wirkung von Cocain u. *d-ψ-Cocain* (*Psicain*) Scand. Arch. f. Physiol. **47**, 145—163 (1926).

¹⁶ MAWAS, J.: La carbaïne, Bull. de la soc. d'ophth. de Paris **1927**, 231—232 (1927).

¹⁷ POLLOCK, W. B. INGLIS: Hypophysenwirkung auf die Kaninchenpupille. Brit. J. Ophthalm. **4**, Nr 3, 106—124 (1920).

der Iris an. DE ROSA¹ fand in jüngster Zeit mit Hypophysin Höchst bei Einträufelung in den Bindehautsack des Kaninchens Miosis; nach subconjunctivaler Injektion erst Miosis, später Mydriasis; nach größerer Dosis subconjunctival gleich Mydriasis; nach intravenöser Injektion nur Mydriasis. Es wird bei kleinen Dosen eine Erregung des Sphincter, bei größeren bzw. stärkerer Einwirkung auf die Iris Lähmung des Sphincter und bei intravenöser Anwendung Reizung des Sympathicus angenommen. Die Differenzen in den Ergebnissen der beiden Autoren sind evtl. in dem verschiedenen Charakter der verwendeten Präparate zu suchen, oder es handelt sich hier nur um quantitative Unterschiede (s. dazu P. TRENDELENBURG²). Über Untersuchungen mit Pituitrin (WELLCOME) am Kaninchenaugen berichtet FRACASSI³.

Bei Hyperthyreoidismus fand PITFIELD⁴ im Serum eine Substanz, die, dem Kaninchen injiziert (1 ccm), dessen Pupillen gegen Adrenalin Einträufelung hochgradig sensibilisierte. In positiven Fällen tritt die Mydriasis auf Adrenalininstillation nach spätestens 90 Minuten auf; die Reaktion wird in um so kürzerer Zeit und mit um so geringeren Adrenalinmengen hervorgerufen, je toxischer das angewandte Serum ist.

d) Synergismus, Antagonismus, Empfindlichkeitssteigerung, Umkehr der Wirkung.

Die Wirkung von Substanzen auf das Auge des Menschen bei Verteilung der Gesamtdosis wurde in jüngster Zeit in der Berner Augenklinik studiert. Im wesentlichen ergab sich, sowohl für Atropin (INOUE⁵) wie für Eserin (BABA⁶) die Tatsache, daß zweimalige Einträufelung der schwächeren Lösung wirksamer ist als einmalige der stärkeren. Bei ganz schwachen Lösungen ($1/20$ — $1/40$ %) sind die Ergebnisse nicht eindeutig; diese Schwankungen sind wohl durch die hierbei stark hervortretende individuelle Giftempfindlichkeit zu erklären.

Über Kombinationswirkung von Atropin und Cocain am menschlichen Auges berichtet NAITO⁷. Als Schwellendosis für die mydriatische Wirkung des Atropins ermittelte NAITO 2 Tropfen einer Lösung 1:100 000, für Cocain 2 Tropfen einer Lösung 1:50 000. Bei Anwendung einer Mischung stellte NAITO fest, daß noch weit unter der Schwellendosis liegende Mengen von Cocainzusatz eine kräftige Mydriasis erzielten. MARUI⁸ untersuchte die Wirkung der Kombination von Pilocarpin und Eserin. salicyl. Die Schwellenwerte fanden sich für Eserin-Pilocarpin bei einer Verdünnung von 1:5000. Eine potenzierte Gesamtwirkung bei Mischung ergab sich nicht. Es konnte also eine Bestätigung der BÜRGISCHEN Gesetze für Arzneiwirkungen am Auge des Menschen gefunden werden. (Arzneien

¹ ROSA, G. DE: Einfluß des Hypophysins auf die Pupille. Arch. Ottalm. **33**, Nr 11, 520—530 (1926).

² TRENDELENBURG, P.: Über wertlose Handelsmarken. Klin. Wschr. **1923**.

³ FRACASSI, GUIDO: Über die Wirkung verschiedener Extrakte endokriner Drüsen usw. Arch. Ottalm. **28**, Nr 7/8, 154—178; Nr 9/10, 179—203 (1921).

⁴ PITFIELD, R.: Das Hervorrufen von Mydriasis bei Hunden durch thyreotox. Blutserum und Adrenalin. Med. J. a. Rec. **123**, Nr 11, 752—754 (1926).

⁵ INOUE, SH.: Über Unterschiede in den Wirkungen des Atropins auf das menschliche Auge bei verschiedener Verteilung der Gesamtdosis. Klin. Mbl. Augenheilk. **74**, 438 bis 445 (1925).

⁶ BABA, SH.: Über Unterschiede in der Wirkung des Eserins auf das menschliche Auge bei verschiedener Verteilung der Gesamtdosis. Klin. Mbl. Augenheilk. **74**, 445—450 (1925).

⁷ NAITO, J.: Über Kombinationswirkung von Atropin und Cocain am menschlichen Auge. Klin. Mbl. Augenheilk. **68**, 153—160 (1922).

⁸ MARUI, S.: Über Kombinationswirkung von Eserin und Pilocarpin am menschlichen Auge. Klin. Mbl. Augenheilk. **68**, 145—152 (1922).

der gleichen Reihe mit identischer Wirkungsweise addieren sich, Arzneien der gleichen Reihe mit differenter Wirkung potenzieren sich bei Kombination.) Das Zusammenwirken von Cocain-Adrenalin auf die Pupille ist ein klassisches Beispiel von potenziertter Wirkung (FRÖHLICH und LOEWI¹), da ganz kleine, selbst unwirksame Mengen von Cocain, die vorher oder gleichzeitig appliziert werden, die Adrenalinwirkung hochgradig verstärken. Es scheint, daß die Zellfunktion in der Regel stärker und leichter beeinflußt wird, wenn eine geringe Summe verschiedenartiger Bestandteile des Protoplasmas in Beschlag genommen, als wenn gleichartige Bestandteile (Angriffspunkte) in größerer Zahl oder in höherem Grade betroffen werden (HANS H. MEYER).

Über Synergismus von Adrenalin und Hypophysenextrakt auf die Pupille berichtet KEPINOW². Über die Wirkungssteigerung des Adrenalins durch Veronalnatrium ist an der Pupille noch keine Untersuchung angestellt worden (JACOBY³). Einige Formen von echtem Antagonismus, d. h. von Wett- oder Gegenstreit und gegenseitiger Verdrängung, sind am Auge als Testobjekt in sehr günstiger Weise studierbar. An dem quergestreiften Sphincter der Vogeliris: der Antagonismus zwischen Curare (Curarin, BÖHM) und Trimethylammoniumbasen (Cholin) von H. H. MEYER⁴. Curarin bewirkt an der Taubeniris maximale Mydriasis durch Lähmung des Sphincter. Diese Mydriasis ist durch Cholin rasch in Miosis zu verwandeln. Ferner der Antagonismus zwischen Eserin (bzw. Pilocarpin) und Atropin, wobei Eserin der schwächere Antagonist ist. Die eserinempfindlichen Elemente in der Iris verschwinden mit der Degeneration der Endapparate des Oculomotorius nach Entfernung der Nervi cil. brev. oder des Ganglion cil.; eine Eserinwirkung fehlt dann (ähnlich der fehlenden Wirkung des Cocains nach Vernichtung der Endapparate des Sympathicus am Auge) Pilocarpin wirkt auch dann noch (wie Adrenalin am Sympathicus). Atropin hebt auch diese Pilocarpinwirkung auf und hat anscheinend den gleichen Angriffspunkt (ANDERSON⁵, CUSHNY⁶). Der Antagonismus Eserin (Pilocarpin)-Atropin ist durch die Vorstellung verständlich, daß ähnlich wie O₂ durch CO₂ aus der Bindung mit Hämoglobin, Eserin (Pilocarpin) durch das avidere Atropin schon in viel geringerer Konzentration aus der Bindung an die receptive Zellsubstanz verdrängt wird.

Über einen Antagonismus zwischen Histamin und Adrenalin berichten KELLAWAY und COWELL⁷.

Ein unechter Antagonismus besteht zwischen Adrenalin und Eserin. Die Eserinmiosis ist durch Adrenalin schnell zu beseitigen, die Adrenalinmydriasis durch Eserin nicht einflußbar (Versuche an Fröschen mit Injektion der Substanzen in den Dorsallymphsack; GAUTIER⁸. Die Empfindlichkeit der einzelnen Tiere ist eine sehr verschiedene. Über den Antagonismus von Pankreas- und Nebennierenhormon am Auge stellte Poos⁹) Untersuchungen an.

¹ FRÖHLICH u. LOEWI: Arch. f. exper. Path. **62** (1910).

² KEPINOW,: Über den Synergismus von Hypophys.-Extrakt und Adrenalin. Arch. f. exper. Path. **67**, 247 (1912).

³ JACOBY: Über die Wirkungssteigerung des Adrenalins durch Veronalnatrium. Arch. f. exper. Path. **88** (1920).

⁴ MEYER, H. H.: Über Curarin. J. of Pharmacol. **29**, Nr 1, 1—3 (1926).

⁵ ANDERSON: J. of Physiol. **1905**, **1906**.

⁶ CUSHNY: J. of Pharmacol. **6**, 439 (1914).

⁷ KELLAWAY, C. H. a. S. J. COWELL: Der Antagonismus zwischen Histamin und Adrenalin. J. of Physiol. **56**, 20—21 (1922).

⁸ GAUTIER, CL.: Sukzessivwirkung von Eserin und Adrenalin auf die Pupille des Auges des lebenden Frosches. C. r. Soc. Biol. **87**, Nr 39, 1402—1403 (1922).

⁹ Poos, F.: Insulinmiosis und Adrenalinmydriasis. Ber. Ophthalm. Ges. Heidelberg 1925.

Calcium synergisiert nach ZONDEK¹ mit Adrenalin; es wirkt überall dort erregend, wo der Sympathicus erregend wirkt, und hemmend, wo auch der Sympathicus hemmt. AUER und MELTZER hatten festgestellt, daß langsame Einspritzung von CaCl_2 die Pupille des Kaninchenauges verengert und sie gegen Sympath.-Reizung unempfindlich macht. SCHRENK fand, daß die Pupille des enukleierten Froschauges in einer Adrenalinlösung mit CaCl_2 im Überschuß sich spät erweitert. Verminderung des Ca-Gehaltes führt zu verstärkter Reizbarkeit der Pupille vom Nerv. symp. aus (P. REGNIER²). KCl bewirkt in geringerer Menge Miosis und blockiert in größerer Menge die Wirkung der elektr. Sympath.-Reizung.

Über einen Antagonismus von Calcium- und Kaliumionen berichtet K. SPIRO³. Diese wieder sind in ihrer Wirkung von der H-Ionenkonzentration am Erfolgsorgan abhängig.

Über Wirkungssteigerung des Atropinsulfates, des Physostigminsalicylates und Pilocarpinchlorids auf die Augenmuskeln, durch Zusatz von Natriumbicarbonat berichtet KL. DIERKS⁴. (In Analogie zur Verstärkung der Wirkung der Anaesthetica.) Atropin 1:2000 in NaCl-Lösung hat eine Wirkung von 30 Stunden Dauer, Atropin in NaCO_3 -Lösung wirkt 196 Stunden an der Katzenpupille.

Die Umkehr pharmakologischer Wirkungen durch Körper von hoher Capillaraktivität wie die Cholate, Caprylalkohol, Chinin und seine Derivate fanden L. ASHER und H. SCHEINFINKEL⁵ für Atropin (vaguserregend) und Ergotamin (sympathicuserregend). Diese Untersuchungen sind prinzipiell von größter Bedeutung für die Relativität der Beziehungen zwischen Pharmaca und Erfolgsorgan.

Inverse Adrenalinwirkung an der Pupille (vagotrope) nach Vorbehandlung mit Nicotin und Ergotoxin wurde ebenfalls festgestellt.

II. Angriffspunkt der Substanzen an den Ganglien.

Nicotin: In seiner peripheren Wirkung schließt sich Nicotin dem Pilocarpin an. Bei seiner Affinität zu allen Ganglien ist ein besonderer klinischer Pupilleneffekt nicht zu erwarten, da sich die Wirkungen auf das Ganglion cervicale sup. und Ganglion ciliare wahrscheinlich paralysieren. Nicotin greift an allen Ganglien des gesamten vegetativen Systems an, am Orte der Umschaltung von der präganglionären zur postganglionären Faser und wirkt zuerst kurz erregend, dann lähmend (Synapsenlähmung).

LANGLEY bediente sich der Methode der Bepinselung der einzelnen Ganglien mit einer $\frac{1}{2}$ proz. Nicotinlösung zur Klärung des Faserverlaufs im vegetativen System. Bepinselung des Ganglion ciliare ergibt eine vollkommene Blockierung der Nervenleitung bei präganglionärer Reizung des Oculomotorius; mithin endigen alle Pupillenfasern des Nerv. III im Ganglion und die postganglionären Fasern haben dort ihren Ursprung. Die Empfindlichkeit verschiedener Tierarten schwankt erheblich. (Literatur über Nicotinmethode und vegetatives Nervensystem bei A. FRÖHLICH^{6,7} und E. A. SPIEGEL⁸.)

¹ ZONDEK, S. G.: Biochem. Z. **132**, 362 (1922).

² REGNIER, P.: Arch. internat. Pharmacodynamie **31**, 303 (1926).

³ SPIRO, K.: Über Calcium-Kalium-Wirkung. Schweiz. med. Wschr. **51**, 457 (1921).

⁴ DIERKS, KLAAS: Arch. f. exper. Path. **113**, H. 3/4, 216 (1926).

⁵ ASHER, L. u. H. SCHEINFINKEL: Die Umkehr pharmakologischer Wirkungen. Klin. Wschr. **6**, Nr 1, 23 (1927) — Die Umstimmung pharmakologischer Wirkungen, insbesondere autonomer Nervengifte durch oberflächenaktive Stoffe. Biochem. Z. **186**, 87 (1927).

⁶ FRÖHLICH, A.: Pharmakologie des Zentralnervensystems. Dieses Handb. **10**, 1029, 1042 (1927).

⁷ FRÖHLICH, A.: Pharmakologie des vegetativen Nervensystems. Dieses Handb. **10**, 1096 (1927).

⁸ SPIEGEL, E. A.: Autonomes Nervensystem. Dieses Handb. **10**, 1050 (1927).

Pupillenuntersuchungen, an 1000 in Tabakfabriken beschäftigten erwachsenen und jungen Arbeitern, ergaben meistens eine Erweiterung. Zuweilen bestand Anisokorie und mäßige Reaktionsträgheit (v. FRANKL-HOCHWART¹, LEWIN und GUILLERY²).

III. Angriffspunkt der Substanzen am Oculomotoriuskern.

Erregend: erhöhte CO₂-Spannung, Pikrotoxin; lähmend: niedere CO₂-Spannung, Botulismustoxin, Diphtherietoxin.

Pikrotoxin erregt alle Zentren der parasympathischen Nerven elektiv und bewirkt durch Erregung des Oculomotoriuszentrums Verengerung der Pupille (GRÜNWALD³, MEYER und GOTTLIEB⁴). Erhöhte Kohlensäurespannung im Blute wirkt erregend auf das Oculomotoriuszentrum (WIELAND und SCHOEN⁵). Dies ist auch die Ursache der Schlafmiosis.

Botulismustoxin lähmt die parasympathischen Zentren und bewirkt Mydriasis und Akkommodationslähmung (DICKSON⁶, DICKSON und SHEVKY⁷, SCHÜBEL⁸). Die Zentren der äußeren Augenmuskeln werden vom Botulismustoxin mitbetroffen; Ptosis, Doppelsehen (LEWIN und GUILLERY⁹).

RÖMER und STEIN¹⁰ betrachten als Ursache der Botulismuswirkung Degeneration von Ganglienzellen im Gebiet des Oculomotoriuskernes, besonders im unpaaren großzelligen Mediankern. ERMENGEN und MARINESCO hatten analoge Untersuchungen angestellt über Beziehungen zwischen Kerndegeneration und Pupillenstörung. RIVAUT¹¹ betrachtet als Sitz der diphtherischen Akkommodationsstörung auch das Bulbärzentrum des Oculomotorius.

Verminderte Kohlensäurespannung im Blut setzt den Tonus des Oculomotoriuszentrums herab (WIELAND und SCHOEN).

IV. Angriffspunkte der Substanzen an den höheren Zentren und an der Hirnrinde.

Morphin C₁₇H₁₇NO(OH)₂. Daß auch eine periphere Wirkung in Betracht kommen kann, wurde von LEWIN und GUILLERY¹² beobachtet, die beim Kaninchen nach Einträufelung eines Tropfens einer Opiumtinktur in den Bindehautsack eine Verengerung der Pupille für 4—4½ Stunden und eine leichte Abnahme der Akkommodation für etwas kürzere Zeit feststellten. POOS¹³ fand am isolierten Kalbssphinkter in einer Lösung von 1:15000 nach anfänglicher Erschlaffung eine starke Tonisierung des Muskels. Der isolierte Dilator reagierte nicht.

¹ v. FRANKL-HOCHWART: Dtsch. med. Wschr. **1911**, Nr 49.

² LEWIN, L. u. H. GUILLERY: Die Wirkungen von Arzneimitteln und Giften auf das Auge. **1**, 354 (1913) — Pupillensymptome bei akuter Vergiftung. Ebenda S. 369.

³ GRÜNWALD, H. F.: Arch. f. exper. Path. **60**, 250 (1909).

⁴ MEYER, H. H. u. R. GOTTLIEB: Experimentelle Pharmakologie. 7. Aufl. **1925**, 191.

⁵ WIELAND, H. u. R. SCHOEN: Die Beziehungen zwischen Pupillenweite und Kohlensäurespannung des Blutes. Arch. f. exper. Path. **100**, 190 (1923).

⁶ DICKSON, E.: Monographie über Botulismus. Rockefeller Inst. f. med. Res. 1918.

⁷ DICKSON, E. u. R. SHEVKY: J. of exper. Med. **37** (1923).

⁸ SCHÜBEL, K.: Arch. f. exper. Path. **96** (1922).

⁹ LEWIN u. GUILLERY: Die Wirkung von Arzneimitteln und Giften auf das Auge. **1**, 560 (1913).

¹⁰ RÖMER u. STEIN: Akkommodationsparese bei Botulismus. Arch. f. Ophthalm. **58**, 291 (1904).

¹¹ RIVAUT: Paralysis oculaires postdiphthériques. Thèse de Paris 1901.

¹² LEWIN u. GUILLERY: Die Wirkungen von Arzneimitteln und Giften am Auge. **1**, 87. Berlin: August Hirschwald 1913.

¹³ POOS, FR.: Pharmakologische Untersuchungen. Arch. f. exper. Path. **126**, H. 5/6, 346.

Über Störungen der Akkommodation nach innerer Morphindarreichung berichtet VON GRAEFE. Nach langem Morphingebrauch scheint sich ein Krampf des Ciliarmuskels einzustellen. Exakte Untersuchungen über die Einwirkung von Morphin auf die Akkommodation mit genauer Registrierung des Verlaufs liegen meines Wissens bis jetzt nicht vor. Die Pupillenverengung und Akkommodationsstörung sind konstante Symptome der Morphinvergiftung (die ältere Literatur über die Einwirkung von Morphin findet sich bei L. WITKOWSKI¹, ferner siehe bei E. STARKENSTEIN². WITKOWSKI selbst sah nach lokaler Morphinapplikation am Auge keine Pupillenverengung. Aus dem Fehlen einer deutlichen peripheren Wirkung wurde auf eine zentral bedingte Pupillenveränderung geschlossen. Nach den Untersuchungen von E. H. WEBER³ und KUNKEL⁴ ist an eine Erregung des Oculomotoriuszentrums zu denken. Nach den Reizungs- und Exstirpationsversuchen an der Großhirnrinde durch BRAUNSTEIN⁵, aus denen sich ergab, daß im Cortex Zentren gelegen sind, deren Tonus das Pupillenverengungszentrum hemmt und im Schlaf sinkt (Schlafmiosis), nahm H. H. MEYER⁶ eine elektive Lähmung dieses zentralen Oculomotorius-Hemmungsapparates durch Morphin an. Dieser Hemmungsapparat ist wohl als ein Teil des von KARPLUS und KREIDL⁷ im Zwischenhirn gefundenen sympathischen Aktionszentrums zu betrachten, das zu einem kranialautonomen, parasympathischen Zentrum in antagonistischer Wechselwirkung steht (H. H. MEYER). Die Miosis tritt nur im narkotischen Stadium der Morphinwirkung auf (im Erregungsstadium findet sich dagegen Pupillenerweiterung) und fehlt bei Tieren, die auf Morphin mit Erregung der hohen Hirnzentren reagieren und statt Miosis Mydriasis zeigen. Atropin hebt die Morphinmiosis auf, Cocain ändert fast gar nichts. Die Morphinmiosis ist wie jede Narkosemiosis durch äußere Reize aufzuheben, ebenso durch Erstickung.

Das zentrale Angreifen des Morphins und die jedenfalls vorwiegend zentral bedingte Miosis als Ausdruck eines Erregungszustandes des Oculomotoriuszentrums sind sichergestellt.

Die Vorstellungen über den Wirkungsmechanismus des Morphins und die inneren Augenmuskeln haben 1923 eine neue Anregung bekommen. Die Möglichkeit, Lähmung des Atemzentrums und Miosis in ursächlichen Zusammenhang zu bringen und den Kohlensäuregehalt des Blutes als Reiz für das Pupillenverengungszentrum zu betrachten, führte WIELAND und SCHOEN⁸ zu interessanten Ergebnissen.

Nach ihren Untersuchungen ist jede Steigerung der CO₂-Spannung des Blutes, sei es durch verminderte Erregbarkeit des Atemzentrums, durch freiwillige Erstickung oder durch Vermehrung CO₂-bindenden Alkalis von einer Miosis begleitet, jede Verminderung der CO₂-Spannung von einer Erweiterung der Pupille. CO₂ regt das Oculomotorius-Sphincter-Zentrum an, CO₂-Verminderung wirkt lähmend, und zwar kommt es auf die CO₂-Spannung und nicht auf die Wasserstoffionenkonzentration an.

¹ WITKOWSKI, L.: Arch. f. exper. Path. **7**, 247 (1877).

² STARKENSTEIN, E.: Morphin. Heffters Handb. d. exper. Pharmakol. **2** II, 913.

³ WEBER, E. H.: Ann. anatom. et physiolog. Fasc. III. Tract. de motu iridis. Leipzig 1851.

⁴ KUNKEL, A. I.: Handb. d. Toxikologie. Jena 1899 u. 1901.

⁵ BRAUNSTEIN, E. P.: Zur Lehre von der Innervation der Pupillenbewegung. Wiesbaden 1894.

⁶ MEYER, H. H. u. R. GOTTLIEB: Die experimentelle Pharmakologie. 7. Aufl. S. 190. Berlin u. Wien: Urban & Schwarzenberg 1925.

⁷ KARPLUS u. KREIDL: Pfügers Arch. **129**, **135**, **143** (1909–1911).

⁸ WIELAND, H. u. R. SCHOEN: Die Beziehungen zwischen Pupillenweite und Kohlensäurespannung des Bluts. Arch. f. exper. Path. **100**, 190 (1923).

Die Veränderung des Chemismus in den zentralen Nervenzellen selbst bedingt direkt den Effekt. Der Wasserstoffionenein- und -austritt ist nicht nur vom Konzentrationsgefälle abhängig, sondern auch von der Permeabilität der Zellgrenzschichten. Das Kohlendioxyd scheint für die Passage durch diese Grenzschicht am geeignetsten (als undissoziiertes Molekül), da es durch wässrige, lipoide und gasförmige Schichten gleich gut hindurchgeht.

Das Zentrum der zum Irisschließmuskel führenden Nervenfasern antwortet auf Steigerung der Blutkohlensäure mit einer Erregung. Demnach findet man Verengung der Pupillen bei herabgesetzter Erregbarkeit des Atmungszentrums (Morphin, Narkose, Schlaf), bei leichter Erstickung und bei Vermehrung von CO_2 -bindendem Alkali im Blut. Umgekehrt setzt Verminderung der Kohlensäure im Blut durch übermäßige Atmung und herabgesetzten Blutalkaligehalt den Erregungszustand des Sphincterzentrums herab und erweitert die Pupille. Eine Stärkung erfährt diese Theorie durch den Gegenbeweis mit Morphin bei der Katze. Bei der Katze bewirkt Morphin keine Miosis, sondern unter Umständen Mydriasis, und es findet sich hier nach Morphin bei Erweiterung der Pupille eine Abnahme der CO_2 -Spannung und des CO_2 -Bindungsvermögens im Blut. Die Verhältnisse liegen gerade umgekehrt wie beim Hund und Menschen.

Einatmung von Kohlensäure-Luft-Gemisch nach guter Ventilation der Lungen bewirkt eine blitzartige Verengung der Pupille. Veränderung im Blutalkaligehalt durch Zufuhr von Alkali (30 g Bicarbonat) macht Miosis; Zufuhr von Ammoniumchlorid mit Verminderung der Alkaleszenz erweitert die Pupille. Nach der Mahlzeit wurde von WIELAND Miosis beobachtet, die er durch Verschiebung der Alkalireserve und Steigerung der CO_2 -Spannung im Blut erklärt. Bei allen Versuchen an Mensch und Tier zeigte sich Pupillenverengung bei erhöhter CO_2 -Spannung, Pupillenerweiterung bei verminderter CO_2 -Spannung. DALE und EVANS¹ bestätigen das gleiche für das Vasomotorenzentrum; nicht die H-Ionenkonzentration gibt den normalen Reiz ab, sondern die Kohlensäurespannung, und zwar ist die undissoziierte CO_2 das wirksame, und nicht H- und HCO_3 -Ionen. Es zeigte sich ein Blutdruckabfall nach Überventilation und Blutdruckanstieg nach Unterventilation in Parallele mit der CO_2 -Spannung des Blutes.

R. SCHOEN² beobachtete bei CO_2 -Spannung von 40,18 im Blute eine Pupillenweite von 5 mm; $\frac{1}{2}$ Stunde nach Injektion von 0,02 Morphin, CO_2 -Spannung 43,77 und Pupillenweite von 3 mm.

BASS und HERZ³ sowie ENDRES⁴ fanden bei Schlafenden ebenfalls erhöhte CO_2 -Spannung und damit die gleiche Beziehung zur Miosis.

Die von WIELAND und SCHOEN⁵ nach der Mittagsmahlzeit mit dem WESSELYschen Keratometer beobachtete Pupillenverengung wurde von ADLERSBERG und KAUDERS⁶ an 30 Patienten nachgeprüft. Sie untersuchten die Pupillenweite mit dem SCHLÖSSERSchen Pupillometer und fanden nach der Mahlzeit, bei nor-

¹ DALE, H. H. u. C. L. EVANS: Effect on the circulation of changes in the CO_2 -content of the blood. *J. of Physiol.* **56**, 126 (1922).

² SCHOEN, R.: Zur Kenntnis der Morphinwirkung beim Menschen. *Arch. f. Path. und Pharm.* **102**, 214 (1924).

³ BASS, E. u. K. HERZ: Untersuchungen über die Erregbarkeit des Atemzentrums im Schlaf. *Z. Biol.* **75**, 279 (1922).

⁴ ENDRES, G.: Über die Gesetzmäßigkeiten in der Beziehung zwischen der wahren Harnreaktion und der alveolaren CO_2 -Spannung. *Biochem. Z.* **132**, 220 (1922).

⁵ WIELAND, H. u. R. SCHÖN: Die Beziehungen zwischen Pupillenweite und Kohlensäurespannung des Blutes. *Arch. f. exper. Path.* **100**, 190 (1923).

⁶ ADLERSBERG, D. u. F. KAUDERS.: Magensaftsekretion und Pupillenweite. *Klin. Wschr.* **3**, Nr 26, 1161—1163 (1924).

malen oder hyperaciden Säureverhältnissen, eine Verengung der Pupille, die 1—1½ Stunden nach der Mahlzeit am stärksten war. Die Verengung betrug mindestens $\frac{3}{4}$, höchstens aber 1½ mm. Bei anaciden Patienten blieb die Pupillenweite vor und nach der Mahlzeit völlig gleich (die Fehlergrenze der Methode soll unter $\frac{1}{4}$ mm liegen). Sie kommen zu dem Ergebnis, daß eine postcoenale Pupillenverengung tatsächlich besteht und von der Salzsäuresekretion des Magens abhängig ist, und daß also die exakt feststellbare Veränderung der Pupillenweite nach der Nahrungsaufnahme einen Schluß auf die Verhältnisse der Magensaftsekretion erlaubt. KRAUSE-WICHMANN¹ prüfte die Untersuchung von ADLERSBERG und KAUDERS nach und fand mit dem SCHLÖSSERSchen Pupillometer eine völlige Regellosigkeit der Ergebnisse und hält in erster Linie das SCHLÖSSERSchen Pupillometer für ein ungeeignetes Meßinstrument zur Beobachtung feiner Unterschiede in der Pupillenweite. DABINUS² gelangt zu dem Ergebnis, daß zweifellos Fälle von ausgesprochener Pupillenverengung bei Hyperacidität vorkommen, daß die Reaktion aber häufig bei gleichen Sekretionsverhältnissen ausbleibt oder so geringfügig ausfällt, daß die Feststellung zu sehr dem subjektiven Ermessen unterliegt. Ferner können bei nervösen und vegetativ stigmatisierten Menschen psychogene und andere unkontrollierbare Einflüsse die Pupillenweite evtl. stärker beeinflussen als es die Schwankung der Blutalkalescenz vermag. Die Methode ist also nur mit großer Vorsicht anwendbar. ADLERSBERG und KAUDERS³ weisen auf die Notwendigkeit einer Einschulung besonders geeigneter Patienten zur Erzielung einer vollkommenen Ausschaltung der Akkommodation hin und betonen, daß es sich nicht um eine praktische Untersuchungsmethode für den klinischen Gebrauch handele, aber die postcoenale Miosis in ihrer Abhängigkeit von der Salzsäuresekretion des Magens als Tatsache bestehe.

Chloroform⁴: Bei *Mensch* und *Hund* erweitert sich im Excitationsstadium die Pupille bei verminderter Reaktion auf Lichteinfall; im Toleranzstadium tritt eine Verengung bei aufgehobener Lichtreaktion ein (FLOCKEMANN⁵). Beim *Hund* tritt die Miosis erst sehr spät, wenn die Muskeln schon lange erschlaft sind, und bei sehr weit fortgeschrittener Anästhesie ein. Die Pupillenverengung beim *Hund* ist schon fast ein Zeichen der Gefahr, ähnlich wie beim *Menschen* die plötzlich auf die Miosis folgende Erweiterung der Pupille. Bei *Katzen* und *Kaninchen* zeigt sich Pupillenverengung auch in tiefer Narkose nicht. Die Pupille bleibt mittelweit (NAKAZAWA⁶). Mydriasis und Miosis sind zentral bedingt (DOGIEL), denn Reizung des Nervus oculom. oder sympath. beeinflussen die Iris weiter. Die Pupillenerweiterung im Excitationsstadium mit Reizung der Großhirnrinde könnte als Erregung des Hemmungszentrums (sympath. Zentrale) für die Pupillenverengung aufzufassen sein. Die folgende Verengung im Toleranzstadium der Narkose entstände demnach durch Lähmung des oculomotorischen Hemmungszentrums. Die Schwankungen des CO₂-Spiegels im Blut und im Erregungs-

¹ KRAUSE-WICHMANN: Magensaftsekretion und Pupillenweite. Klin. Wschr. 5, Nr 42, 1963—1965 (1926).

² DABINUS: Über den diagnostischen Wert der durch die Salzsäuresekretion des Magens bedingten Schwankungen der Pupillenweite. Dissert. Marburg/Lahn 1925.

³ ADLERSBERG, D. u. F. KANDERS: Magensaftsekretion und Pupillenweite. Klin. Wschr. 6, Nr 1, 23 (1927).

⁴ KOCHMANN, M.: Inhalationsanaesthetica. Wirkungen am Auge. Heffters Handb. d. exper. Pharmakol. 11, 200 (1923).

⁵ FLOCKEMANN: Die Grenze der Pupillenreaktion gegen Licht in der Chloroformnarkose, ein einfacher Anhaltspunkt zur Erreichung des Mindestverbrauches von Chloroform. Zbl. Chir. 1901, Nr 21 u. 22.

⁶ NAKAZAWA: Arch. f. vgl. Ophthalm. 1, 20 (1910).

zustand des Oculomotoriuszentrums dürften auch die Entstehung der Pupillenphänome im Verlauf der Narkose vollkommen erklären.

Äther: Die Pupillenwirkung ist zum Teil keine spezifische, sondern mit der Narkose als solcher verknüpft. Nach TRENDELENBURG und BUMKE¹ tritt im Tierversuch für gewöhnlich Mydriasis und Pupillenstarre ein, die nach Abstellung der Zufuhr in Miosis und Pupillenstarre umschlägt. NAKAZAWA konnte diese Beobachtung nicht bestätigen. Beim Mensch, Hund, Katze und Kaninchen sind die Pupillen im Erregungsstadium erweitert, die Lichtreaktion mäßig herabgesetzt, im Toleranzstadium sind die Pupillen etwas enger, die Lichtreaktion erloschen. Beim Menschen besteht ausgesprochene Miosis. Beim Frosch findet sich keine Änderung der Pupillenweite. Im allgemeinen schwankt die Pupillenweite in der Äthernarkose stark, so daß ihre Tiefe an der Pupille nicht exakt festgestellt werden kann.

Alkohol: Bei akuter Alkoholintoxikation tritt, wie STAPEL² berichtet, eine Reihe von Veränderungen im Bereich der Augenmuskeln auf: beiderseits gleichmäßige Erweiterung der Pupillen; vielleicht nach anfänglicher Verengung. Die Pupillenreaktion auf Licht, Akkommodation und Konvergenz erfolgt träge bei verkleinerter Amplitude. Bei Minderwertigen treten die Erscheinungen schneller auf. G. MACCO³ bestätigt die Alkoholwirkung auf die Akkommodation.

Chloralhydrat: Nach hypnotischen Gaben finden sich nach DRASCHE⁴ die Pupillen mittelweit mit ausgesprochener Lichtreaktion; nach narkotischen Gaben Miosis und keine Lichtreaktion. Die Verengung der Pupillen bis auf Stecknadelkopfgroße läßt sich bei Hunden und Fröschen (HYATT, GUIGAN, RETTIG⁵) durch Erregungsvorgänge im Kerngebiet so erklären, daß die dem oculomotorischen Zentrum übergeordneten Hemmungszentren gelähmt werden. Daß es sich um keine periphere Wirkung handelt, kann man durch antagonistische Einwirkungen ausschließen. Die Annahme vom Fortfall zentraler Hemmungen für das oculomotorische Zentrum durch Chloral wird noch wahrscheinlicher dadurch, daß Strychnin und Coffein, die sonst zentralerregend wirken und beim unvergifteten Tier Pupillenverengung machen, beim chloralisierten Tier die Pupille erweitern (M'DOWALL⁶ zeigte dies auch für Adrenalin), da sie antagonistisch das Hemmungszentrum wieder einschalten (KOCHMANN⁷).

Veronal: Bei akuter schwerer Vergiftung finden sich die Pupillen stark miotisch; die Erklärung für diese Erscheinung ist wohl ebenfalls in der Lähmung eines zentralen oculomotorischen Hemmungszentrums zu suchen (BOENHEIM⁸). Über „springende Pupille“ bei Veronalvergiftung, d. h. rhythmischen Wechsel von Phasen weiter und enger Pupille berichtet FLEISCHER⁹.

Kodein: $C_{17}H_{17}NO(OH)(O \cdot CH_3)$. Bei kleinen, nur narkotischen Dosen werden die Pupillen mittelweit oder eng. Nach großen, rasch zum Tetanus führenden

¹ TRENDELENBURG u. BUMKE: Klin. Mbl. Augenheilk. **45**, 354 (1907).

² STAPEL: Das Verhalten der Pupillen bei der akuten Alkoholintoxikation. Alkoholversuche mit psychisch Gesunden und Minderwertigen. Mschr. Psychiatr. **29**, 216 (1911).

³ MACCO, G.: Veränderungen der Zeit für Akkommodation unter dem Einfluß des Alkohols. Arch. di Fisiol. **20**, H. 4, 245—270 (1922).

⁴ DRASCHE: Wien. med. Wschr. **1870**.

⁵ HYATT, GUIGAN u. RETTIG: Wirkung von Chloral auf die Pupille. J. of Pharmacol. **15**, 415 (1920).

⁶ M'DOWALL, R. J. S.: The reactions of the pupil in the chloralosed animal. Quart. J. exper. Physiol. **15**, Nr 2, 177—180 (1925).

⁷ KOCHMANN: Hefters Handb. d. exper. Pharmakol. **11**, 1, 407 (1923).

⁸ BOENHEIM: Med. Klin. **1921**, Nr 42.

⁹ FLEISCHER, J.: Springende Pupille bei Veronalvergiftung. Dtsch. med. Wschr. **46**, 630 (1920).

Mengen erweitert sich die Pupille gleich (ausführliche Literatur bei v. SCHROEDER¹ und STARKENSTEIN²).

Kodeinderivat: *Eukodal*: $C_{18}H_{21}N_4O$ (M. FREUND und E. SPEYER³) zeigt am Auge fast immer eine miotische (morphinartige) Wirkung (ROTSCHILD⁴).

Apomorphin: Führt in Parallele zu seiner allgemein erregenden Wirkung am Auge zu Mydriasis (SIEBERT 1871 und HARNACK 1874) entsprechend dem Erregungszustand bei der Narkose und der Morphinvergiftung. Beim Hunde bewirkt die nicht zum Erbrechen führende Dosis keine Pupillenveränderung, höhere Dosen machen heftige Reizungen des Zentralnervensystems und Mydriasis. Beim decerebrierten Kaninchen zeigte sich ebenfalls noch Mydriasis, nach Extirpation des Ganglion cervicale sup. unterblieb die Mydriasis. Es handelt sich also bei der Apomorphinmydriasis um eine Sympathicuswirkung (PIETRO DI MATTEI⁵).

Apokodein: Nach mittleren Dosen findet sich Pupillenerweiterung durch Schwächung des oculomotorischen Tonus (DIXON⁶).

Santonin: In der krampffreien Zeit findet sich bei Kaninchen Miosis (ROSE). BINZ beobachtete bei Katzen und Kaninchen wechselndes Verhalten der Pupille (Literatur bei P. TRENDLENBURG⁷). Neueste Untersuchungen von MATTEI⁵, der beim decerebrierten Kaninchen keine Pupillenwirkung auf Santonin fand und eine unmittelbare Wirkung auf das Iriszentrum annimmt.

Coffein: Bei Fröschen und Säugetieren findet sich nach intravenöser Applikation Pupillenerweiterung (zentraler Sympathicusreiz). H. BARBOUR und E. WING⁸. Am isolierten Froschbulbus bewirkt Coffein noch in 0,1proz. Lösung eine kräftige annähernd maximale Mydriasis. Eine vorwiegend zentrale Wirkung wird von GAUTIER⁹ auch für den Frosch angenommen. Am Kaninchenauge ist dagegen eine 1proz. Coffeinelösung sowohl bei Instillation in die Conjunctiva wie bei Injektion in die Vorderkammer ohne Einfluß auf die Pupillenweite (JUNKMANN und STROSS¹⁰). Beim Säugetier handelt es sich also um eine rein zentrale Wirkung. Über paradoxe Mydriasis im enucleierten Auge durch verschiedene Purinderivate berichtet S. PADOVANI¹¹.

Strychnin: Bewirkt sympathischen Tetanus mit Mydriasis und Protrusio bulbi (R. BOEHM¹²). Bei lokaler Anwendung kein Effekt.

Protoveratrin: Ein aus Rhizoma Veratri isoliertes Alkaloid macht beim Frosch, Kaninchen und besonders bei der Katze Miosis, die sicher teilweise wenigstens zentral bedingt ist (R. BOEHM¹³). Über die direkte Muskelwirkung auf den Sphincter siehe dort.

Funktionsprüfungen am Auge.

Es schien aussichtsreich, die Beziehungen zwischen dem Tonus des parasympathischen und dem Tonus des sympathischen Systems an der Pupille phar-

¹ v. SCHROEDER: Arch. f. exper. Path. **17**, 114 (1883).

² STARKENSTEIN, E.: Kodein. Heffters Handb. d. exper. Pharmakol. **2 II**, 975 (1924).

³ FREUND, M. u. E. SPEYER: Münch. med. Wschr. **64**, 380 (1917).

⁴ ROTSCHILD: Münch. med. Wschr. **64**, 1642 (1917).

⁵ MATTEI, PIETRO DI: Einfluß des Apomorphins und des Santonins auf die Iriszentren. Boll. Soc. ital. Biol. **2**, H. 4, 293 (1927).

⁶ DIXON, W. E.: Brit. med. J. 1902; J. of Physiol. **30**, 97 (1903).

⁷ TRENDLENBURG, P.: Heffters Handb. d. exper. Pharmakol. **2 I**, 1, 399.

⁸ BARBOUR, H. u. E. WING: J. of Pharmacol. **5**, 135 (1913).

⁹ GAUTIER, CL.: C. r. Soc. Biol. **90**, Nr 16, 1251—1256 (1924).

¹⁰ JUNKMANN, K. u. W. STROSS: Lähmt das Coffein die Endigungen sympath. Nerven? Arch. f. exper. Path. **114**, H. 5/6, 288 (1926).

¹¹ PADOVANI, S.: Midriasi paradossa in bulbo enucleato per l'azione di alcuni derivati purinici. (Ricerche sperimentali.) Boll. Ocul. **5**, Nr 10/12, 792—804 (1926).

¹² BOEHM, R.: Heffters Handb. d. exper. Pharmakol. **2 I**, 1, 364.

¹³ BOEHM, R.: Heffters Handb. d. exper. Pharmakol. **2 I**, 1, 282.

makologisch zu erfassen. Die Weite der Pupille bzw. ihre Ansprechbarkeit auf vagotrope und sympathicotrope Substanzen erschien als geeigneter Maßstab der Funktion der beiden autonomen Komponenten und ihres Kräfteverhältnisses. Das Bild der Vagotonie von EPPINGER und HESS¹ (Hyperacidität, Eosinophilie, Pulsverlangsamung, respiratorische Pulsarrhythmie, spastische Obstipation, Schwitzen, Speichelfluß, Pylorospasmus, Asthma bronchiale, Gallenkoliken usw.) sowie die Erscheinungen der Sympathicotonie (Basedow, Pankreasdiabetes) schienen an der Pupille in einfacher Weise ihren Ausdruck zu finden: enge Pupillen bei Vagotonie, weite Pupillen bei Sympathicotonie bzw. leichter Ansprechbarkeit auf die Substanzen der betreffenden pharmakologischen Stoffe Pilocarpin bzw. Adrenalin (Cocain). Auf intravenöse Injektion von Adrenalin oder Pilocarpin reagiert die Pupille mit Mydriasis bzw. Miosis (E. BRILL² und R. THIEL). Über ein vasomotorisches Pupillenphänomen berichtet SOMOGYI³: Erweiterung der Pupille bei Inspiration, Verengerung bei Expiration. Das Phänomen soll besonders bei Jugendlichen durch Labilität des Vaguszentrums vorkommen.

Prinzipielle Einwände wurden gegen die Identifizierung von Tonus und pharmakologischer Reizbarkeit erhoben (RUSZNYAK⁴, VEIL⁵, E. FRIEDBERG⁶). Die neueren Untersuchungen über die „Stimmung“ der Erfolgsorgane durch Änderung ihres Milieus (Wasserstoffionenkonzentration, Relation von Anionen zu Kationen, Hormonwirkungen), die eine Abänderung der Wirkung einer Droge bis zur Umkehr ihrer Wirkung ermöglicht, lassen den Wert einer Funktionsprüfung des vegetativen Nervensystems fraglich erscheinen und ermittelte Beziehungen sind nur mit größter Kritik zu verwerten (BAUER⁷, P. TRENDELENBURG⁸). Über die Funktionsprüfung des vegetativen Nervensystems beim Menschen mit den allgemeinen Reaktionen und über die prinzipiellen Gesichtspunkte berichtet A. FRÖHLICH⁹ in diesem Handbuch.

Gesetzmäßige Beziehungen zwischen Kohlensäurespannung des Blutes und Pupillenweite fanden WIELAND und SCHOEN¹⁰. ADLERSBERG und KAUDERS¹¹ konnten eine Abhängigkeit der Pupillenweite von der Magenverdauung nachweisen. Dies Ergebnis wird jedoch von KRAUSE-WICHMANN¹² und DANUBIUS¹³ in Frage gestellt.

¹ EPPINGER u. HESS: Die Vagotonie. Berlin: Hirschwald 1910 — Zur Pathologie des vegetativen Nervensystems. Z. klin. Med. **67**, 345; dgl. **68**.

² BRILL, E. u. R. THIEL: Beitrag zur pharmakologischen Prüfung des vegetativen Nervensystems. Arch. f. exper. Path. **106**, 327 (1924).

³ SOMOGYI: Vagotonisches Pupillenphänomen. Wien. med. Wschr. **1913**, Nr 33.

⁴ RUSZNYAK, ST.: Untersuchungen über die pharmakol. Prüfung des veg. Nervensystems. Wien. klin. Wschr. **49**, 591 (1921).

⁵ VEIL, H. W.: Vagotonie u. Sympathicotonie. Dtsch. med. Wschr. **1924**, Nr 16 u. 17.

⁶ FRIEDBERG, E.: Die pharmakologische Funktionsprüfung des vegetativen Nervensystems im Kindesalter. Erg. inn. Med. **20**, 173 (1921) Arch. Kinderheilk. **69**, 107 (1921).

⁷ BAUER: Zur Funktionsprüfung des vegetativen Nervensystems. Arch. klin. Med. **103**, 39 (1912).

⁸ TRENDELENBURG, P.: Pharmakologische Grundlagen der Sympathicotonieprüfung. Klin. Wschr. **1922**, Nr 24, 1229.

⁹ FRÖHLICH, A.: Pharmakologie des vegetativen (autonomen) Nervensystems. Handb. d. Physiol. **10**, 1146. Berlin: Julius Springer 1927.

¹⁰ WIELAND, H. u. R. SCHÖN: Die Beziehungen zwischen Pupillenweite und Kohlensäurespannung des Blutes. Arch. f. exper. Path. **100**, 190 (1923).

¹¹ ADLERSBERG u. KAUDERS: Magensaftsekretion und Pupillenweite. Klin. Wschr. **3**, Nr 26, 1161 (1924).

¹² KRAUSE-WICHMANN: Magensaftsekretion und Pupillenweite. Klin. Wschr. **1926**, Nr 42, 1963.

¹³ DANUBIUS: Dissert. Marburg 1925.

RISSE und POOS¹ fanden nach Röntgenbestrahlungen des Pankreas Miosis am sensibilisierten Kaninchenauge durch eine Aktivierung des Insulins.

Die LOEWISCHE Pupillenreaktion (Mydriasis nach Einträufelung von Adrenalin in den Conjunctivalsack) fällt bei normalen Menschen, Hunden und Katzen negativ aus, wird aber positiv nach subcutaner Injektion von Adrenalin. Der diagnostische Wert der Probe für einen gesteigerten Sympathicustonus bzw. für Hyperglykämie und Pankreasinsuffizienz (LOEWI², A. LOEWY und ROSENBERG³) ist unsicher. COCKCROFT⁴ bestätigt ihre Brauchbarkeit an 2 autoptischen Fällen. Es fanden Adrenalinmydriasis:

LOEWI	unter	18 Fällen	10mal	
FALTA	„	36	15	„
BITTORF	„	10	2	„
CORDS	„	11	3	„
GRAFE	„	500	100	„ (unveröffentlicht)

Es scheint kein Parallelismus zu bestehen weder zum Grade der Glykosurie noch zur Acidose. Die Methode ist wegen der Schwierigkeit der Dosierung, unsicherer Resorptions- und Verdünnungsverhältnisse ungeeignet.

CORDS⁵ studierte eingehend die Adrenalinmydriasis und ihre diagnostische Bedeutung (dort auch Lit. bis 1910).

Ein Gemisch zweier antagonistisch wirkender Substanzen (Cocain, Pilocarpin) verwandte S. RUSZNYAK. Als „ausbalancierte“ neutrale Lösung fand er nach Untersuchungen (Instillation in den Bindehautsack) an 500 als vegetativ normal zu betrachtenden Patienten eine 1proz. Cocainlösung mit einem Gehalt von 0,4% Pilocarpin hydrochloricum. Mit dieser Lösung wurden zahlreiche Patienten untersucht, ohne daß man einen Parallelismus zwischen Ausfall der Pupillenreaktion und dem klinischen Krankheitsbild fand.

Auch die mit Miosis reagierenden Kranken zeigten im übrigen Organismus keine Pilocarpinüberempfindlichkeit. Andererseits fanden sich Fälle mit mydriatischer Reaktion, die auf Pilocarpin starke Allgemeinerscheinungen (Schwitzen, Speichelfluß) zeigten. Die Ergebnisse RUSZNYAKS sind also gänzlich regellos. Eine erhebliche Verbesserung der Methodik brachten H. BENNHOLD und P. HAUPTSTEIN⁶. In eingehenden Vorversuchen ermittelten sie erstens, ob jede Substanz ein genügend langes Plateau maximaler Wirkung hat, und zweitens, zu welchem Zeitpunkt man unter den verschiedensten Absorptionsbedingungen mit Sicherheit darauf rechnen kann, daß das Wirkungsmaximum des schneller wirkenden Giftes noch vorhanden und das des langsamer wirkenden schon erreicht ist. Die ermittelte ausbalancierte Lösung bestand aus 1 cem Cocain hydrochl. (5proz.) (Boehringer und Sohn, Hamburg) + 0,08 cem Pilocarp. hydrochl. (5proz.) (MERCK). Lösungsmittel Aqua dest. Die Pupillenablesungen erfolgten mit dem Keratometer von WESSELY im verdunkelten Raum bei künstlicher Beleuchtung. Es zeigte sich an 135 Patienten keine gesetzmäßige Beziehung zwischen vegetativer Reaktion am Auge und dem Gesamtzustand des Organismus. Typische

¹ RISSE u. POOS: Über die Möglichkeit der Beeinflussung der Pankreas- u. Nebenniereninkretion durch Röntgenstrahlen und ihr Einfluß auf das vegetative Nervensystem. Arch. f. exper. Path. **108**, 121 (1925); **112**, 176 (1926).

² LOEWI: Wien. klin. Wschr. **1907**, Nr 25 — Arch. f. exper. Path. **59**, (1908).

³ LOEWY, A. u. ROSENBERG: Biochem. Z. **67**, 323 (1914).

⁴ COCKCROFT, W. L.: Loewis Adrenalinmydriasis als Zeichen einer Pankreasinsuffizienz. Brit. med. J. **1920**, Nr 3098, 669.

⁵ CORDS, K.: Die Adrenalinmydriasis und ihre diagnostische Bedeutung. Wiesbaden: J. F. Bergmann 1911.

⁶ BENNHOLD, H. u. P. HAUPTSTEIN: Kann die Pupille als Indicator des Gleichgewichtszustandes im vegetativen Nervensystem angesehen werden? Arch. f. exper. Path. **130**, 89 (1928).

vagotonische Krankheitsbilder wie Asthma bronchiale und Diabetes mellitus bei sympathicotonischen Personen ergaben völlig regelloses Verhalten bei der Pupillenprobe. Das von v. BERGMANN¹ und RUSZNYAK gezeigte Divergieren von Reizempfindlichkeit der Pupille und dem Tonus des vegetativen Nervensystems des Körpers bestätigen BENNHOLD und HAUPTSTEIN.

Man erhält anscheinend mit den Pupillenmethoden nur ein Bild vom Tonus in der kranial-autonomen Schicht des vegetativen Nervensystems, der zum Tonus der anderen Schichten im Gegensatz stehen kann. So reagierte von 15 Fällen mit Thyreotoxikose von BENNHOLD und HAUPTSTEIN keiner mit ausgesprochener Mydriasis, 9 zeigten Miosis auf Instillation von 0,1 ccm des Cocain-Pilocarpin-Gemisches bei Ablesung nach 45 Minuten. Dagegen wiesen alle 9 Fälle von spastischer Obstipation eine *Miosis* auf. Vielleicht lassen sich auf Grund dieser gesetzmäßigen Beziehung durch weitere systematische Untersuchungen Zusammenhänge im vegetativen Nervensystem auffinden.

Wertvoll sind pharmakologische Prüfungen zur Klärung lokaler Prozesse. Verstärkte Pilocarpinwirkung bei Schädigung bzw. Ausfall des Ganglion ciliare. Verstärkte Adrenalinwirkung bei Schädigung bzw. Ausfall des Ganglion cervicale sup. (paradoxe Adrenalinwirkung) (MATTIROLO und GAMMA², TSUKAMOTO³, NETER⁴). Bei Anisokorie ist durch pharmakologische Prüfung zu entscheiden, welche Pupille die krankhafte ist (COPEZ⁵). Über quantitative Untersuchung der Erregbarkeit der pupillomotorischen Nerven berichten KLEITMAN und CHAUCHARD⁶; über die Wirkung des Adrenalins auf die menschliche Pupille bei verschiedenen Innervationszuständen der Iris ADROGUÉ und BALADO⁷.

Bei Neigung zu Glaukom ändert sich die Relation der Wirkungen der Substanzen auf Pupillen und Tension (PUSCARIU und NITZULESCU⁸). Bei direkten Abkömmlingen von Glaukomkranken findet sich gesteigerte Adrenalinempfindlichkeit der Pupille nach SCHOENBERG⁹.

A. PASSOW¹⁰ berichtet über die Pupillenerscheinungen bei interner Anwendung parasymphatisch wirkender Medikamente. Über die Beziehungen zwischen Pupille und inneren Erkrankungen bzw. über die differentialdiagnostische Verwertbarkeit der Adrenalinmydriasis arbeiteten LEPEHNE und SCHLOSSBERG¹¹ und kamen zu einem negativen Ergebnis. Weitere Untersuchungen über die Beziehungen von pharmakologischen Pupillenreaktionen zu inneren Erkrankungen

¹ BERGMANN, G. v.: Dtsch. Z. Nervenheilk. **45**, 346 — 6. Jahresvers. Ges. Dtsch. Nervenärzte in Hamburg 1912.

² MATTIROLO u. GAMMA: Pathologica (italienisch) **1912**, Nr 92.

³ TSUKAMOTO, R.: The pharmacological action of adrenalin on the pupillae of a rabbit after the extirpation of the ganglion cervical superior. J. orient. Med. **4**, Nr 2, 15—16 (1926).

⁴ NETER, EUGEN: Lähmung des Halsympathicus. Klin. Wschr. **3**, Nr 15, 631 (1924).

⁵ COPEZ: L'exploration de la pupille. Rev. gén. Ophtalm. S. 49 — Arch. d'Ophtalm. **23**, 86 (1903).

⁶ KLEITMAN, N. et A.-B. CHAUCHARD: Quantitative Untersuchung über die Erregbarkeit der pupillomotorischen Nerven. C. r. Soc. Biol. **92**, Nr 3, 163—165 (1925).

⁷ ADROGUÉ, ESTÉBAN u. MANUEL BALADO: Wirkung des Adrenalins auf die menschliche Pupille bei verschiedenen Innervationszuständen der Iris. Arch. Oftalm. Buenos Aires **2**, Nr 4, 209—212 (1927). (Spanisch.)

⁸ PUSCARIU, E., V. CERCHEZ et J. NITZULESCU: Trennung der Atropin- und Pilocarpinwirkung auf die Pupillenweite von derjenigen auf den Augeninnendruck beim Glaukom. C. r. Soc. Biol. **92**, Nr 13, 1085—1087 (1925).

⁹ SCHOENBERG, MARK J.: Die Knappsche Adrenalin-Mydriasisreaktion bei direkten Abkömmlingen von Glaukomkranken. Trans. amer. ophthalm. Soc. **22**, 53—61 (1924).

¹⁰ PASSOW, A.: Über Augensymptome bei interner Anwendung der auf das parasymphatische Nervensystem wirkenden Medikamente. Arch. Augenheilk. **97**, H. 4, 432—459 (1926).

¹¹ LEPEHNE, G. u. E. SCHLOSSBERG: Ist die Adrenalinmydriasis differentialdiagnostisch verwertbar? Dtsch. med. Wschr. **50**, Nr 42, 1433—1437 (1924).

von BARATH¹, der nachwies, daß Pupillensymptome nur bei Mitbeteiligung des Peritoneums auftreten. Adrenalinmydriasis fanden KATO und WATANABE² bei chronischer Nephritis. Reize verschiedener Art (z. B. Ermüdung) bewirken Mydriasis an der völlig entnervten Katzeniris nur bei intakten Nebennieren nach HARTMAN³, der diese Mydriasis als Adrenalinwirkung auffaßt. Über quantitative Messungen der Adrenalinsekretion an der Pupille bei exstirpiertem Ganglion cervic. sup. nach Piqûre und nach Vergiftungen berichtet SHIMIDZU⁴.

Bei 20 Paralytikern fand N. R. E. ANTONI⁵ 9mal Adrenalinmydriasis nach conjunctivaler Applikation; er nimmt zur Erklärung Läsionen der sympathischen Bahn zwischen den Zentren im Frontalhirn und dem Dilator pupillae an.

JOSEPH BYRNE⁶ analysierte den Mechanismus der paradoxen Pupillenreaktionen, ferner studierte er die Pupillenveränderungen bei somatischen und visceralen Störungen mit Schmerzen und Hyperalgesie.

¹ BARATH, E.: Über die diagnostische Bedeutung der Adrenalinmydriasis bei inneren Krankheiten. *Med. Klin.* **18**, Nr 37, 1182 (1922) — Pharmakologische Pupillenreaktionen und ihre Bedeutung bei den abdominellen Erkrankungen. Ein Beitrag zur vegetativen Pathologie. *Z. exper. Med.* **40**, 343—349 (1924).

² KATO u. WATANABE: Die Adrenalinmydriasis bei chron. Nephritis. *Zbl. Ophthalm.* **4**, 118 (1921).

³ HARTMAN, F. A.: Einige Bedingungen, die Adrenalinsekretion zur Folge haben. *Amer. J. Physiol.* **63**, 405 (1923). — HARTMAN, F. A., T. H. WAITE u. E. F. POWELL: Die Beziehung der Nebenniere zur Ermüdung. *Amer. J. Physiol.* **60**, 255—269 (1922).

⁴ SHIMIDZU, KENMATSU: Quantitative Messungen der Adrenalinsekretion nach dem Zuckerstich und nach Vergiftungen. *Arch. f. exper. Path.* **103**, 52—72 (1924).

⁵ ANTONI, N. R. E.: Adrenalin und Pupille. *Neur. Zbl.* **33**, 674 (1914).

⁶ BYRNE, J.: Der Mechanismus der paradoxen Pupillenerweiterung und -verengerung. *Amer. J. Physiol.* **77**, 509 (1926) — *J. nerv. Dis.* **63**, 105 (1926) — siehe auch *Zbl. Ophthalm.* **16**, 920 (1926).

Receptorenapparat und entoptische Erscheinungen.

Von

U. EBBECKE

Bonn.

Mit 14 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

PURKINJE, JOH.: Beiträge zur Kenntnis des Sehens in subjektiver Hinsicht. Prag 1819 — Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne. Berlin 1825. HELMHOLTZ, H. VON: Handbuch der physiologischen Optik, 3. Aufl., §§ 15, 17, 18, 25 (1909—1911). — FICK, A.: in Hermanns Handbuch der Physiologie 3, 1 (1879). — LOHMANN, A.: Entoptische Erscheinungen. in Nagels Handbuch der Physiologie des Menschen. Ergänzungsband 1910. TSCHERMAK, A.: Über Merklichkeit und Unmerklichkeit des blinden Fleckes. Erg. Physiol. — 24 (1925).

Wenn die ins Auge gelangende Strahlung eine Nervenerrregung und weiterhin eine Lichtempfindung auslöst, so muß zwischen dem physikalischen und dem davon gänzlich verschiedenen physiologischen Vorgang ein Zwischenglied eingeschaltet sein, das die Umwandlung vermittelt, das als Receptor und Transformator auf das besondere physikalische Agens abgestimmt ist und darauf reagiert. Bei allen Sinnen, mit vielleicht der einzigen Ausnahme des Schmerzsinn, finden sich Aufnahmeapparate, welche die Schwelle für inadäquate Reize erhöhen, für adäquate herabsetzen, und für den Lichtsinn mit seiner außerordentlich hohen Empfindlichkeit haben sie eine um so größere Bedeutung, als die Nervenfasern selbst zwar mechanisch, chemisch und elektrisch, aber nicht photisch erregbar gefunden werden. Über die Art, wie die Strahlungsenergie in Nervenerrregung umgewandelt wird, kann erst dann Näheres ausgesagt werden, wenn der Ort feststeht, an welchem die Umwandlung stattfindet.

Zur Beantwortung dieser Frage sind seit langer Zeit wesentlich die subjektiven Gesichterscheinungen herangezogen worden, Erscheinungen, bei denen das gesehene Objekt nicht in der Außenwelt, sondern im Auge selbst gelegen ist und Strukturen des Augeninnern entoptisch sichtbar werden. Auf Grund der Wahrnehmbarkeit von blindem Fleck und Gefäßschatten hat sich die heute geltende Lehre von den Receptoren ausgebildet, wie ein Überblick über die historische Entwicklung zeigt¹.

Ursprünglich galt es nicht als zweifelhaft, daß die Netzhaut als die Stätte, an der die sensorischen Nervenfasern des Opticus vom Gehirn herantreten und sich ausbreiten, die lichtempfindliche Schicht des Auges sei, und diese Ansicht findet sich bei KEPLER und SCHEINER vertreten. Dann aber entdeckte MARIOTTE²

¹ Vgl. HELMHOLTZ: 2, 38—40.

² MARIOTTE: Oeuvres S. 496 — Mém. de l'Acad. de Paris 1669 u. 1682 — Phil. Transact. 2, 668 — Acta Eruditorum 1683, 68.

(1668) den blinden Fleck im Gesichtsfeld und brachte ihn mit der Eintrittsstelle des Sehnerven in Zusammenhang. Er schloß daraus, daß die Netzhaut, als an jener Stelle besonders kräftig entwickelt, zur Lichtaufnahme unfähig sei und vielmehr die an jener Stelle fehlende Aderhaut die Empfindung vermittele. Ihm schlossen sich zahlreiche Autoren an, zumal schon wegen ihrer großen Durchsichtigkeit die Netzhaut zum Auffangen von Strahlen ungeeigneter erschien als die pigmentierten Schichten. Andere, wie HALLER¹ und PORTERFIELD² wandten ein, daß die Aderhaut nur spärlich mit Nerven versorgt sei, und suchten die Unempfindlichkeit der Nerveneintrittsstelle durch andere Eigentümlichkeiten, durch das Vorhandensein sehniger Nervenscheiden, durch die Ansammlung der Zentralgefäße (RUDOLPHI, COCCIUS) oder durch eine besonders rasche Ermüdbarkeit (JOH. MÜLLER³) zu erklären. Mit dem Fortschritt der histologischen Kenntnisse vermutete TREVIRANUS⁴ die von ihm als „Nervenpapillen“ bezeichnete Stäbchen- und Zapfenschicht als lichtempfindlich. 1851 setzte HELMHOLTZ⁵ auseinander, daß ein scharfes Sehen nur unter Voraussetzung einer mosaikartigen, musivischen Struktur der Aufnahmeapparate möglich sei und der blinde Fleck einzig zu dem Schluß einer Unempfindlichkeit der Sehnervenfaser berechtige. Außer der Eintrittsstelle des Sehnerven müsse daher auch die Nervenfaserschicht der Netzhaut unempfindlich sein, wenn nicht, ähnlich wie bei mechanischer oder elektrischer Reizung eines sensiblen Nervenstammes, eine diffuse, auf die Nervenendigungen bezogene Empfindung eintreten solle. Als musivisch verteilte, empfindliche Nervelemente sprach er die äußeren Körnerzellen der Netzhaut an. Die Entscheidung brachte kurz darauf HEINR. MÜLLER⁶ teils durch histologische Untersuchungen, indem er zusammen mit KÖLLIKER⁷, die Radialfasern beschrieb, welche die Zapfen und Stäbchen mit den Nervenzellen verbinden, teils durch Untersuchung der inzwischen von PURKINJE⁸ genau beobachteten Gefäßschattenfigur, indem er ihre parallaktische Verschiebung dazu verwertete, den Abstand zwischen Gefäßschicht und lichtempfindlicher Schicht zu berechnen. Auf Grund der Berechnung kamen nur noch die Stäbchen-Zapfenschicht und die unmittelbar anschließenden Pigmentzellen in Betracht. Seit jener Zeit datiert die Anerkennung der Stäbchen und Zapfen als Sehzellen oder Sehepithel.

Zum weiteren Ausbau der Lehre haben sich histologische und physiologische Beobachtungen vereint. Durch RAMON y CAJAL ist die Lückenlosigkeit der Neuronenkette, die mit den Stäbchen und Zapfen anfängt, einwandfrei festgestellt. Für die auffällige und unzweckmäßig erscheinende Tatsache, daß das Licht erst einige vorgelagerte Schichten durchsetzen muß, bevor es auf das Sehepithel fällt, hat die Entwicklungsgeschichte der als Gehirnteil vorgeschobenen und dann invertierten Augenblase eine Erklärung gegeben. Wo diese entwicklungsgeschichtliche Verlagerung fehlt, wie am Cephalopodenauge, ist in der zu erwartenden Anordnung das Sehepithel dem Licht zugekehrt und durch die unmittelbar anliegende Pigmentschicht der übrige Teil der Netzhaut mit seinen

¹ HALLER: *Physiologia* 5, 357, 474 (1757).

² PORTERFIELD: *On the eye* 2, 252, 254 (1759).

³ MÜLLER, JOH.: *Handb. d. Physiol.* 2, 370 (1840).

⁴ TREVIRANUS, G. R.: *Beiträge zur Aufklärung der Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens*. Bremen 1835.

⁵ HELMHOLTZ: *Beschreibung eines Augenspiegels*, S. 39. Berlin 1851.

⁶ MÜLLER, H.: *Bemerkungen über den Bau und die Funktion der Retina*. *Verh. physik.-med. Ges. Würzburg* 3, 336 (1852); *Über die entoptische Wahrnehmung der Netzhautgefäße usw.* 5, 411 (1855).

⁷ KÖLLIKER, A.: *Zur Anatomie der Physiologie*. *Verh. phys.-med. Ges. Würzburg* 3, 316 (1852).

⁸ PURKINJE: 1, 89; 2, 117. Zitiert auf S. 233.

Nervenzellen dem Licht unzugänglich. Die objektiv nachweisbaren Reizwirkungen des Lichtes, Zapfenverkürzung und Pigmentwanderung, weisen auf den gleichen Ort der Lichtwirkung. Im Sehpurpur, der, vom Pigmentepithel gebildet und in den Außengliedern der Stäbchen angehäuft, durch das Licht zersetzt wird, ist ein typischer, photochemischer Sensibilisator erkannt, wobei, wie TRENDELENBURG¹ nachgewiesen hat, der Bleichungswert der einzelnen Spektralfarben übereinstimmt mit ihrem Helligkeitswert im Dämmerungssehen. Besonders nachdrücklich spricht die Untersuchung der Sehschärfe an der Stelle des schärfsten Sehens, wo alle anderen Netzhautschichten außer den Zapfen beiseite getreten sind, für punktförmige Rezeptoren von der Größe der Zapfenglieder.

Die Prüfung der fovealen Sehschärfe, die an anderer Stelle des Handbuchs ausführlicher behandelt ist, deren kurze Erörterung aber auch an dieser Stelle wesentlich ist, ergibt, daß zwei Lichtpunkte noch als räumlich getrennt erkennbar sind, wenn sie einen Abstand von 50–70 Sekunden, rund 1 Minute, haben, was einem Netzhautabstand von 4–5 μ entspricht. Für die Dicke der Zapfen in der Fovea, wo sie dünner und länger, stäbchenähnlicher sind als in der peripheren Netzhaut, finden sich bei der histologischen Messung Werte zwischen 1,5 und 5,4 μ^* , also von derselben Größe. Nun wird zwar jeder objektive Lichtpunkt auf der Netzhaut als eine Lichtfläche abgebildet (HERING), so daß beispielsweise die Sterne um so größer erscheinen, je heller sie sind. Aber trotz dieser auf Irradiation beruhenden Fehlerquelle läßt sich doch die Überlegung anstellen, daß unter der Voraussetzung isolierter Nervenleitung zwei benachbarte, verschieden helle Punkte der Außenwelt nur dann gesondert werden können, wenn ihr Bild auf zwei getrennte Sehelemente der Netzhaut fällt. Sollen zwei gleich helle Außenpunkte räumlich unterschieden werden, so sind drei Empfindungen erforderlich, damit zwischen den beiden helleren ein dunklerer Punkt zu liegen kommt, und entsprechend ist anzunehmen, daß die Netzhautbilder der Lichtpunkte mindestens durch ein anderes belichtetes Sehelement getrennt sind. Insofern gibt die Raumschwelle ein angenähertes Maß für die Feinheit der Sehelemente, das mit der histologischen Messung hinreichend gut übereinstimmt. Daß diese Lokalisation auch eine entsprechende Feinheit der Einstellung durch Augenbewegungen voraussetzt, sei nur erwähnt. Eine räumliche Unterscheidung innerhalb eines Sehelementes sich vorzustellen, bereitet noch größere Schwierigkeit als die mit dem Alles- oder Nichtsgesetz nicht recht zu vereinigende Fortleitung einer verschieden starken Erregung durch eine einzelne Nervenfasern. Mit der mosaikartigen Anordnung der Sehzellen findet auch die von PURKINJE², BERGMANN³ und HELMHOLTZ⁴ beobachtete Erscheinung ihre Erklärung, wonach dicht nebeneinander gezeichnete feine Linien in einer Entfernung, in der sie noch nicht völlig verschwimmen und verschmelzen, anfangen, wellig oder knotig, perlschnur- oder schachbrettartig auszusehen.

Andererseits spricht die Distinktionsfähigkeit der Netzhaut gegen die Pigmentzellen als Rezeptoren, da deren Mosaik als zu grob erscheint, mit einem durchschnittlichen Flächendurchmesser von 7 μ . Freilich sind die fovealen Pigmentzellen wesentlich kleiner als die peripherer gelegenen, aber ebenso ist das Maschenwerk der Choriocapillaris foveal am dichtesten und nimmt nach

¹ TRENDELENBURG, W.: Über die Bleichung des Sehpurpurs mit spektralem Licht. Zbl. Physiol. **17**, 720 (1904) — Erg. Physiol. **11**, 17 (1911).

² PURKINJE: **1**, 122.

³ BERGMANN: Henle u. Pfeufers Z. f. rat. Med. **2**, 88.

⁴ HELMHOLTZ: **2**, 32.

* 4,5–5,4 μ (KÖLLIKER); 3,1–3,6 μ (WELCKER); 2–2,5 μ (M. SCHULTZE); 1,5–2 μ (H. MÜLLER).

der Peripherie zu ab. Es beweist nur, daß die Pigmentzellen wichtige Hilfsapparate der Sehzellen darstellen, was nicht bestritten wird. Am leichtesten ist ihre Unentbehrlichkeit für die Regeneration des Sehpurpurs nachzuweisen, die nur an den mit dem Pigmentepithel in Berührung gebliebenen Stellen der Netzhaut erfolgt. Auch sonst mögen sie neben ihrer Wirkung als lichtabfangende Apparate, die eine allseitige Belichtung verhindern, für den Stoffwechsel der Sehzellen von Bedeutung sein. Dennoch ist an den albinotischen Augen und an den Tapetumaugen der Raubtiere, wo das retinale Pigment auf ein Minimum reduziert ist, ein Sehen möglich und ist die Pars ciliaris retinae mit ihrem reichlichen Pigment besonders wenig empfindlich. Die Gründe, mit denen noch heute die Pigmentzellen als Rezeptoren verteidigt werden, gibt ZOTH¹.

Gerade die Sorgfalt, mit der die Stäbchen- und Zapfenzellen vor seitlichem und zu starkem Lichteinfall durch das Pigment geschützt zu werden pflegen, weist auf deren Funktion als Sehepithel hin. Als Lichtschutz wirken vielleicht auch die farbigen Ölkugeln, die besonders bei Reptilien und Vögeln an der Grenze von Außen- und Innengliedern der Sehzellen gefunden werden, vorwiegend rot und gelb gefärbt und wohl dazu bestimmt sind, als Lichtfilter die chemisch wirksamsten Strahlen abzufangen. Wenn diese Deutung zutrifft — nach C. HESS² sind Reptilien und Vögel relativ blaublind —, so ist das Vorhandensein der Ölkugeln ein Hinweis, daß die Außenglieder als erste optische Empfangsstation anzusehen sind. Die Ansammlung des Sehpurpurs in den Stäbchenaußengliedern und die besondere Struktur, leichter Zerfall der isolierten Außenglieder in feinste Querscheibchen, sprechen im selben Sinne.

Nur kurz sind im vorhergehenden die Daten aus der Histologie, Entwicklungsgeschichte, vergleichenden Sinnesphysiologie und physiologischen Optik zusammengestellt, die das Sehepithel als Rezeptorenapparat kennzeichnen. Ausführlicher seien nunmehr die Erscheinungen beschrieben, deren Behandlung diesem Abschnitt des Handbuchs als Sonderaufgabe zugewiesen ist und die in der Tat als „subjektive Gesichterscheinungen“ eine Sonderstellung einnehmen.

Entoptische Erscheinungen.

Die entoptischen Erscheinungen sind Wahrnehmungen, die im täglichen Leben unbeachtet und unbekannt zu bleiben pflegen, höchstens als Störung zufällig und gelegentlich zu Bewußtsein kommen und dann als „Sinnestäuschung“ bezeichnet werden. Auch mit dem Namen „subjektive“ Gesichterscheinungen wird zuweilen die Vorstellung verbunden, als handle es sich um individuell variierende, willkürliche und unkontrollierbare, vielleicht gar auf Augenfehlern beruhende Beobachtungen, während doch ihre Exaktheit und Zuverlässigkeit nicht geringer zu sein braucht als bei allen anderen Sinnesempfindungen. Trotz der individuellen Verschiedenheiten, die sich schon anatomisch durch den Grad der Pigmentierung im Augenhintergrund oder der Maculafärbung, durch die verschiedene Lage und Ausdehnung der Papille oder die steilere und flachere Beschaffenheit der Netzhautgrube ausdrückt, überrascht beim Vergleich der in der Literatur zerstreuten, von einem Beobachter häufig ohne Kenntnis seiner Vorgänger wiederentdeckten Befunde die Gleichförmigkeit und Übereinstimmung. Es ist deutlich, daß es sich um streng gesetzmäßige Erscheinungen handelt. Ähnlich galten die Nachbilder und Kontrasterscheinungen zunächst als subjektive, vom normalen Sehen abweichende Seltsamkeiten, und GOETHE³ rühmt sich mit

¹ ZOTH: Alte und neue Anschauungen über die Energieumwandlung in der Netzhaut. *Erg. Physiol.* 22, 345 (1923).

² HESS, C.: Vergleichende Physiol. d. Gesichtssinnes. Jena 1912.

³ GOETHE: Farbenlehre 1810.

Recht, „dasjenige, was man sonst Augentäuschungen zu nennen pflegte, als Tätigkeiten des gesunden und richtig wirkenden Auges gerettet zu haben“. „Wir haben sie physiologische genannt, weil sie dem gesunden Auge angehören, weil wir sie als die notwendigen Bedingungen des Sehens betrachten, auf dessen lebendiges Wechselwirken in sich selbst und nach außen sie hindeuten.“ Heutzutage bedeuten jene Sinnestäuschungen ein normales Funktionieren der Sinnesorgane unter ungewöhnlichen Bedingungen und sind für die Sinnesphysiologie eine lehrreiche Erkenntnisquelle, wie es besonders durch die Forschertätigkeit E. HERINGS zur allgemeinen Anerkennung gelangt und weiterhin von TSCHERMAK¹ stark betont ist. Hierzu gehören auch die entoptischen Erscheinungen, und es ist verständlich, wenn PURKINJE, der dieses Gebiet inaugurierte und mit der Begeisterung des Entdeckers nach allen Richtungen durchwanderte, das zweite Bändchen seiner „Beiträge zur Kenntnis des subjektiven Sehens“ GOETHE gewidmet hat. Noch jetzt sind dem, der sich in den entoptischen Erscheinungen orientieren will, die PURKINJESchen Schilderungen als erste Quelle anzuraten, von denen einige als isolierte, noch unverständliche Andeutungen dastehen und viele inzwischen fest fundiert und ausgebaut sind. Wer sich dann selbst mit solchen Untersuchungen beschäftigt, wird feststellen, daß dabei weniger die Technik und Apparatur als die Einstellung des Beobachters von Bedeutung ist, der durch Übung Erscheinungen immer leichter auffaßt, die anfangs zu sehen nicht gelingt. Wenn im folgenden eine Übersicht über die entoptischen Erscheinungen gegeben werden soll, so kam es dem Verfasser nicht nur darauf an, aus der Sammlung der Literatur die widerspruchsvollen und unbestätigten Angaben auszumerzen und aus den vielen Wiederholungen das Übereinstimmende herauszuheben, sondern er sah es auch als seine Aufgabe an, im Verlauf einer mehrjährigen experimentellen Beschäftigung die Beobachtungen durchzuprüfen, so daß ihm die im folgenden zu beschreibenden Erscheinungen durchgehends aus eigener Erfahrung bekannt sind.

Beobachtungsmethoden.

Bei den entoptischen Erscheinungen handelt es sich größtenteils um die Wahrnehmung schattenwerfender Strukturen im Augeninnern. Da die brechenden Medien des Auges nicht vollkommen homogen sind, sondern zellige Elemente von etwas abweichendem Brechungsindex und verschiedener Lichtdurchlässigkeit enthalten, so ist Gelegenheit zu diffuser Reflexion gegeben. Das ist der Grund, warum Hornhaut und Linse aufleuchten, wenn ein genügend kräftiger Lichtkegel ins Auge geschickt wird, und warum auch bei punktförmiger Belichtung das ganze Auge von einem diffusen Lichtnebel erfüllt ist, der freilich nur bei sehr großer Lichtstärke störend oder blendend wirkt. Die Inhomogenität ist aber auch der Anlaß, daß Schatten auf die Netzhaut geworfen werden. Obgleich sie dauernd vorhanden sind, bleiben sie unbemerkt. Um sie beobachten zu können, gilt es, als die beiden Hauptpunkte zu berücksichtigen die Richtung der Lichtstrahlen und die Wirkung der lokalen Adaptation.

Strahlengang bei der diascleralen, transpupillaren und stenopäischen Belichtung.

Infolge der Hornhaut und Linsenbrechung sind die Lichtstrahlen im Auge stark konvergent und wird ein kleiner schattenwerfender Körper nur einen kurzen, nicht bis zur Netzhaut reichenden Kernschatten bilden, während die

¹ TSCHERMAK, A.: Über Kontrast und Irradiation. Erg. Physiol. 2, 2, 726 (1903) — Der exakte Subjektivismus in der neueren Sinnesphysiologie. Pflügers Arch. 188, 1 (1921).

überwiegende Mehrheit der Strahlen sich zu einem ungestörten Bild auf der Netzhaut vereinigt. Nur wenn die Körper dicht genug vor dem Sehepithel liegen, wird ein verkleinertes Schattenbild die Netzhaut erreichen. Auch dann noch kann das von allen Seiten durch die Pupillenscheibe eindringende Licht durch Bildung von Halbschatten den scharfen Umriß verwischen. Es kommt also darauf an, die Strahlen statt konvergent im Augeninnern parallel oder divergent zu machen, um die Schatten gleich groß oder vergrößert auf die Netzhaut zu werfen. Das erzielen drei seit PURKINJE übliche Methoden, die diasclerale, die transpupillare und die stenopäische Belichtung.

Bei der diascleralen Belichtung wird ein Lichtpunkt unter Umgehung der Linse ins Augeninnere gebracht. Mittels einer Konvexlinse, die am besten recht stark, bis zu 40 Dioptrien, gewählt wird, wirft man das Licht der Sonne oder einer künstlichen Lichtquelle auf die Sclera, bei länger dauernden Versuchen unter Vorschaltung einer Wasserküvette zum Ausschluß der Wärmestrahlen: durch die unregelmäßig brechenden, diffus zerstreuen, matt durchscheinenden Augenhüllen der Leder- und Aderhaut dringt das Licht bis zu der darunter gelegenen Netzhautstelle, von der als Ausgangspunkt die Strahlen nach allen Seiten das durchsichtige Augeninnere durchsetzen und beleuchten. Da der Ciliarteil der Retina stärker pigmentiert ist, gelingt der Versuch besser, wenn das Licht mehr zum Äquator des Bulbus hin konzentriert wird. Je punktförmiger die Lichtquelle, um so schärfer werden die Schatten, da bei Flächenbeleuchtung die entstehenden Halbschatten das Schattenbild verwischen. Technisch einfacher noch ist die Verwendung der SACHSSchen Durchleuchtungslampe, welche die Ophthalmologie zur Untersuchung auf Augentumoren zu verwenden pflegt und welche unmittelbar auf die Sclera aufgesetzt wird. Da deren Berührung eine lästige, unter Umständen erst durch Lokalanästhesie auszuschaltende Empfindung gibt, genügt es, das Lämpchen seitlich auf das obere Augenlid des geschlossenen Auges aufzusetzen, wobei die Belichtung, die erst dickere Schichten durchsetzen muß, weniger punktförmig wird. Wo es nur auf die größeren Schatten ankommt, erfüllt ein gewöhnliches elektrisches Taschenlämpchen, unmittelbar auf das Augenlid aufgesetzt, sehr gut seinen Zweck und bringt auch dem Ungeübten sogleich das Bild der Gefäßäste zum Vorschein. In allen Fällen ist für eine leichte Hin- und Herbewegung des Lichtpunktes zu sorgen.

Bei der transpupillaren Belichtung wird eine Lichtquelle, etwa eine Kerze im verdunkelten Raum, seitlich vor die Pupille des offenen Auges gebracht und ein wenig hin und her bewegt. Hier dient das reelle verkleinerte Bild der Kerze, das möglichst peripher im Augenhintergrund entworfen wird, als Lichtpunkt, der das Augeninnere beleuchtet. Die Methode ist weniger gut, einmal, weil das Licht stark blendet und Nachbilder hinterläßt, und dann, weil das unscharfe Bild auf den seitlichen Netzhautteilen nur als Lichtfläche wirkt.

Wird ein „stenopäisches Loch“, eine in einen dunklen Karton gebohrte Öffnung von etwa 1 qmm Größe, in den vorderen Brennpunkt des Auges gebracht, der 12–13 mm vor dem Hornhautscheitel liegt, und das Auge gegen einen hellen Hintergrund gerichtet, so wirkt die kleine Öffnung als einigermaßen punktförmige Lichtquelle und die von ihr ausgehenden Strahlen sind nach Durchgang durch die brechenden Medien parallel im Augeninnern. Sie werden schwach konvergent, wenn die Entfernung größer ist als die vordere Brennweite, und schwach divergent, wenn sie kleiner ist, und je nachdem werden die auf die Netzhaut geworfenen Schattenbilder verkleinert oder vergrößert. Zur Verstärkung der Belichtung kann durch eine Sammellinse das Bild einer äußeren Lichtquelle in das stenopäische Loch entworfen werden. Vorschalten eines

blauen Glases verstärkt den Schatten des rot durchlässigen Blutes. FORTIN¹ empfiehlt das Licht einer Quecksilberbogenlampe. Statt der stenopäischen Öffnung kann der Lichtreflex eines kleinen runden, blankpolierten metallenen Gegenstandes (Ring, Knopf) dienen, der dicht vor das Auge gehalten wird. Die Methode der stenopäischen Belichtung macht keinerlei subjektive Störung und ist recht vielseitig in ihrer Anwendung.

Wie bei Bewegung der Lichtquelle die Schattenbilder sich verschieben, wird später bei Besprechung der Untersuchungen H. MÜLLERS, der als erster den Strahlengang bei der Entstehung der Schattenbilder aufklärte, erörtert und durch die schematischen Abbildungen (93, 94, 100, 101) veranschaulicht.

Lokale Adaptation und Momentbelichtung.

Nicht weniger wichtig als der zweckmäßige Strahlengang ist bei allen entoptischen Versuchen die Wirkung der lokalen Adaptation, deren allgemeine Bedeutung E. HERING² zuerst erkannt und hervorgehoben hat und deren Berücksichtigung das Sehen gerade der entoptischen Erscheinungen wesentlich erleichtert. Denn Helligkeits- und Farbenunterschiede verschwinden, wenn sie unverändert ihren Platz auf der Netzhaut innehalten.

Um die Wirkung zu veranschaulichen, empfiehlt es sich, etwa ein weißes Blatt Papier, auf dem einige feine Bleistift- oder Tintenstriche angebracht sind, mit starr festgehaltenem Blick zu betrachten, eine Aufgabe, die für das auf wandernden Blick eingestellte Auge ganz unphysiologisch ist und dem Ungeübten große Schwierigkeiten bereitet. Bei strenger Fixierung, die durch Stützen des Kopfes und Anhalten des Atems begünstigt wird, verschwinden die Helligkeitsdifferenzen innerhalb weniger Sekunden, und die ganze Fläche erscheint gleichmäßig. Von farbigen Objekten verschwindet zuerst der Farbton. Um so rascher vollzieht sich der Ausgleich mit dem Untergrunde, je schwächer die allgemeine Beleuchtung und je weiter peripher das Objekt gelegen ist. Man kann sich vorstellen, daß die weniger belichteten Netzhautstellen empfindlicher, die stärker belichteten unempfindlicher werden, und kann von einer lokalen „Ermüdung“ sprechen. Doch liegt hier im Grunde ebensowenig eine Ermüdung vor wie bei der allgemeinen Helligkeitsadaptation des Auges im Tagessehen. Von der Schnelligkeit der Lokaladaptation gewinnen wir eine Vorstellung, wenn wir beobachten, wieviel heller ein für Bruchteile einer Sekunde exponiertes Licht erscheint als dasselbe Objekt bei einer Exposition von einer Sekunde, wenn wir etwa den weißen Vorhang eines Fensters abwechselnd bei gewöhnlich ruhendem Blick und nach Augenschluß bei plötzlichem Öffnen und Schließen der Augenlider betrachten, oder durch einen vor das Auge gesetzten photographischen Verschuß die Wirkung der Moment- und Zeitbelichtung vergleichen. Zugleich zeigt sich, etwa bei Betrachtung eines weißen Papiers auf dunklerem Grunde, daß auch der die Konturen heraushebende Randkontrast bei Momentbelichtung am stärksten ist und bei etwas längerer Exposition verschwindet. Gerade wegen ihrer großen Geschwindigkeit bleibt diese Momentadaptation gewöhnlich unbemerkt, da nur der Dauereindruck des adaptierten Auges zur Geltung zu kommen pflegt und den allerersten, außerordentlich flüchtigen Eindruck des noch nicht adaptierten Auges gleichsam überholt und übertönt, ihn als „Löschreiz“ durch eine „rückwirkende Hemmung“ im Bewußtsein auslöscht³. Gilt es also

¹ FORTIN: Vision entoptique de la fovea et de la structure des capillaires circumfoveaux. C. r. Soc. Biol. **62**, 992 (1907).

² HERING, E.: Zur Lehre vom Lichtsinn. 1872—1874.

³ Vgl. U. EBBECKE: Über das Augenblicksehen. Pflügers Arch. **185**, 181 (1920) — Über das Sehen im Flimmerlicht. Ebenda **185**, 196 (1920).

flüchtig auftretende Erscheinungen aufzufassen, so ist der erste kontrastbetonte Eindruck von den sogleich darauffolgenden Löschreizen zu isolieren und die Lokaladaptation zu vermeiden, was durch kurzdauernde Exposition (Momentbelichtung) oder, unter Umständen noch zweckmäßiger, durch eine Serie kurzer Expositionen (intermittierende Belichtung) erreicht wird. (Hin- und Herbewegen der gespreizten Finger oder eines Lichtspaltes vor dem Auge. Betrachtung durch eine rotierende gefensterete Scheibe.)

Nun handelt es sich bei den entoptischen Erscheinungen, wie sich herausstellen wird, durchgehends um sehr flüchtige Eindrücke, die sogleich durch Lokaladaptation verwischt zu werden pflegen. Denn wenn es bei willkürlicher Fixation äußerer Gegenstände schwierig ist, ihre Bilder auf der Netzhaut unverrückt festzuhalten, so tritt diese Einstellung von selbst ein, wo die sich abbildenden Körper als Strukturen der Netzhaut jede Augenbewegung gleichmäßig mitmachen. Sie können daher nur bei Belichtungswechsel hervortreten und sind häufig erstmalig beobachtet morgens beim Erwachen und ersten Aufschlagen des nachtsüber dunkel adaptierten Auges gegen eine helle Fläche. Um so wichtiger ist für sie die Anwendung der Momentbelichtung, und wer sich zunächst an äußeren Objekten im Augenblicksehen ein wenig geübt hat, wird leicht und deutlich die entoptischen Erscheinungen auffassen, die sonst zu sehen schwer oder gar nicht gelingt.

Als eine dritte, mehr nebensächliche Vorbedingung neben der Strahlenrichtung und Lokaladaptation ist die Beschaffenheit des Hintergrundes zu erwähnen, auf den die entoptischen Erscheinungen projiziert werden. Äußere Strukturen des Untergrundes, unter Umständen schon leichte Körnelungen oder Knicke einer Papierfläche, beeinträchtigen mit einer Art psychischen Wettstreits und verdrängen die Auffassung der inneren Strukturen. Es ist daher ein möglichst strukturloser Untergrund günstig, blauer wolkenloser oder weißlicher gleichmäßig bedeckter Himmel, eine genügend große weiße Wolke, der Abendhimmel oder völlige Dunkelheit, eine belichtete Mattscheibe, Bogen von Barytpapier, samtüberzogene Flächen. Einen für viele Zwecke geeigneten gleichmäßigen Hintergrund bietet das rötliche Gesichtsfeld der geschlossenen, durch die Augenlider hindurch (perpalpebral) beleuchteten Augen. Dem Geühten genügt ein Bogen weißes Papier und ein Satz farbiger Gläser zur Beobachtung der meisten entoptischen Erscheinungen.

Entoptische Wahrnehmung von Strukturen, die vor der Netzhaut gelegen sind.

Für die entoptische Wahrnehmung der vor der Netzhaut gelegenen Strukturen eignet sich am besten die stenopäische Belichtung (Abb. 93). Der äußere

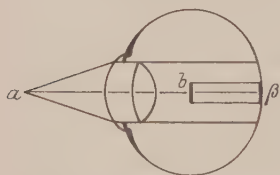


Abb. 93. Strahlengang bei stenopäischer Belichtung. (Nach HELMHOLTZ.)

Lichtpunkt erscheint dabei als heller Zerstreuungskreis, als weißliche Scheibe, die aber in ihrem Innern zahlreiche Unregelmäßigkeiten zeigt und deren Größe wechselt. Bei Fernakkommodation wird sie größer, bei Nahakkommodation kleiner. Beschattung des anderen Auges, Sympathicusreiz, tiefe Einatmung, kurz alles, was die Pupille weit macht, erweitert auch die helle Scheibe, und es ist deutlich, daß hier der im Augenhintergrund abgebildete Irisschatten oder die Pupillenweite entoptisch sichtbar wird.

Auch leichte Störungen der Kreisrundung durch Fältelung, Einkerbung oder gar Kolobom des Irisrandes machen sich im entoptischen Bild bemerkbar.

So gibt die Methode, wenn sie auch zur Messung der absoluten Pupillenweite weniger geeignet ist, eine recht empfindliche Probe für Pupillenänderungen, am deutlichsten dann, wenn statt der einen Öffnung im schwarzen Karton zwei in etwa 3 mm Abstand benachbarte feine Löcher angebracht sind, so daß die beiden Kreise, je nach der Pupillenweite, sich entfernen oder sich berühren und schneiden.

Innerhalb der hellen Scheibe machen sich allerlei dunklere und hellere Flecken, Kreise, Streifen und Schlieren bemerkbar, die von schattenwerfenden oder linsenartig wirkenden Körperchen herrühren und deren Lage im Auge verhältnismäßig leicht mittels der „relativen entoptischen Parallaxe“ (LISTING¹) festzustellen ist. Hierunter versteht LISTING die Bewegung der Schatten in bezug auf den Scheibenrand, wenn durch Bewegung des vorderen Lichtpunktes die Scheibe ihre Lage wechselt. Wie nebenstehende Abbildung zeigt (FICK²), wird nur der Schatten eines in der Pupillarebene liegenden Körpers (i) die Bewegung des Zerstreuungskreises gleichmäßig mitmachen, während von einem vor der Pupillarebene gelegenen Körper (v) der Schatten mehr zum oberen (subjektiv unteren), von einem dahintergelegenen Körper (h) mehr zum unteren (subjektiv oberen) Rande wandert.

Mit Hilfe der Relativbewegungen lassen sich die von der Hornhaut, der Linse und dem Glaskörper herrührenden entoptischen Gebilde unterscheiden, mit deren Beschreibung sich zuerst LISTING beschäftigt hat, zu deren Kenntnis seit den von HELMHOLTZ (§ 18) und LOHMANN gegebenen ausführlichen Zusammenfassungen nichts wesentlich Neues hinzugekommen ist und die hier an Hand der Abbildungen kurz geschildert seien. Abb. 95 zeigt die von Hornhautauflagerungen (Tränenflüssigkeit, Sekret der MEIBOMschen Drüsen, Stäubchen) veranlaßten Flecken, die durch Schwere oder Capillarität ihren Platz wechseln können, Abb. 96 die durch Reiben und Drücken des Augapfels entstehenden Falten und Runzeln der Hornhaut, die unter Umständen längere Zeit persistieren können. Von der Linse stammen kleine unregelmäßig geformte Flecken, wahrscheinlich kataraktähnliche Trübungen in kleinstem Maßstab, und dunkelumrandete, innen helle Perlflecken, und außerdem die mit dem Bau der Linse zusammenhängenden lichten Streifen (Abb. 97), die als entwicklungsgeschichtliche Relikte aus der Zeit der Ablösung von vorderer Kapselwand und Hornhaut gedeutet werden, und die auf den strahligen Bau der Linse zurückgeführten geraden feinen dunklen Linien (Abb. 98).

Die entoptische Beobachtung der kleinen Linsentrübungen hat C. HESS³ dazu benutzt, die bei Entspannung der Zonulabänder auftretende Verschiebung der Linse während stärkster Akkommodation zu demonstrieren. Am Ende der mit der Akkommodationsanstrengung verbundenen, entoptisch beobachteten Pupillenkontraktion erfolgt eine Verschiebung des Linsenpunktes, die je nach der Kopfhaltung verschieden ist, aber immer der Schwerkraftwirkung entspricht (subjektiv ihr entgegengerichtet ist) und am eserinisierten Auge noch

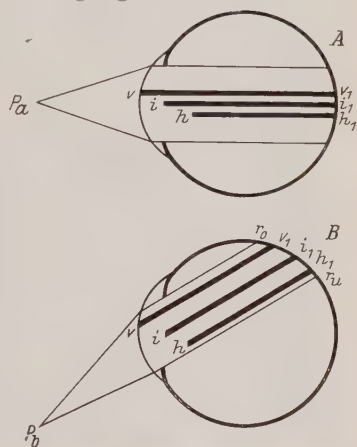


Abb. 94. Relative entoptische Parallaxe. (Nach FICK.)

¹ LISTING: Beitrag zur physiologischen Optik. Göttingen 1845.

² FICK: Zitiert auf S. 233, S. 121.

³ HESS, C.: Verh. dtsh. ophthalm. Ges. 1896 — Graefes Arch. 42 u. 43.

beträchtlicher ist. Das entoptisch gemessene Herabsinken der Linse, das übrigens auch objektiv mit Hilfe der Spiegelbildchen und der CZAPSKISCHEN Lupe nach-

weisbar ist und bis zum „Linsenschlottern“ führen kann, beträgt nach HESS 0,3—0,35 mm.

Am bekanntesten und am reichlichsten vertreten sind die, auch dem Laien gelegentlich als Störung auffallenden Glaskörpergebilde, die als fliegende Mücken (Mouches volantes) bezeichnet werden, weil sie, im flüssigen Medium schwimmend, wenn auch durch feine Häutchen eingeschränkt, ihren Platz wechseln und durch rasche Augenbewegungen aufgewirbelt werden können. Es sind Kreise und Kreisgruppen, perlschnurartige und aufgewundene Fäden und helle Bänder und Häutchen, die nach BUSCH¹ besonders des Morgens, nachdem sie in der

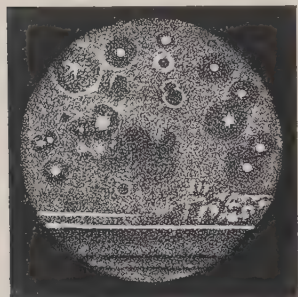


Abb. 95.
Entoptische Hornhautflecken.

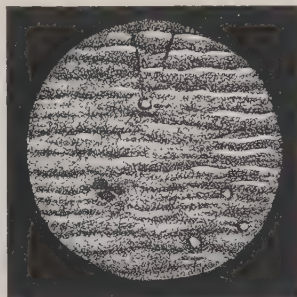


Abb. 96.
Entoptische Hornhautfalten.

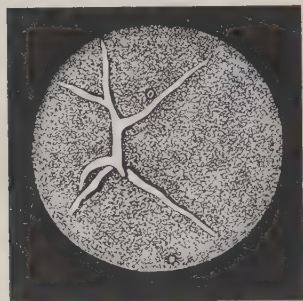


Abb. 97.
Entoptische Linsenstreifen.

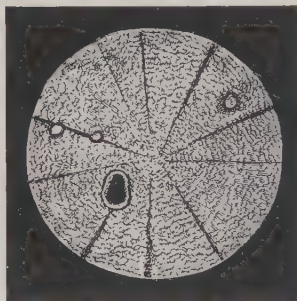


Abb. 98.
Entoptische Linsenradien.

Abb. 95—98. (Nach HELMHOLTZ.)

Nacht als „junges Schleiergewebe“ gebildet sind, als Schleier zusammenhängen und während der Augenbewegungen des Tages zu kleinen Fetzen zerreißen.

Entoptische Wahrnehmung der Gefäßschatten.

Mit der gleichen Methode, die zur Abbildung der Schatten von Hornhaut, Iris, Linse und Glaskörper führt, kommen die in der Netzhaut selbst gelegenen schattenwerfenden Gefäße dann zum Vorschein, wenn das stenopäische Loch mit mäßiger Geschwindigkeit hin und her oder im Kreise herum bewegt wird und dabei die Gefäßschatten immer wieder auf andere Stellen fallen. Statt der Lichtquelle kann auch der Kopf bewegt werden; so tritt im hellen, leeren Gesichtsfeld eines Mikroskops bei Kopfbewegungen das Gefäßbild hervor. Da gleichzeitig mit der Verlagerung des Schattens auf eine vorher beschattete und relativ dunkel adaptierte Netzhautstelle Licht fällt, das nun heller empfunden wird als in der Umgebung, so erscheinen die Gefäßstreifen aus einer vorangehenden dunkeln und nachfolgenden hellen Linie zusammengesetzt, von denen die hellen Linien für manche Beobachter² auffälliger sind. Bei horizontaler Hin- und Herbewegung des stenopäischen Lichtpunktes erscheinen die senkrechten, bei

¹ BUSCH, M.: Über Physiologie und Pathologie der fliegenden Mücken. Dtsch. Arch. klin. Med. **78**, 110 (1903).

² MEISSNER: Beitr. z. Physiol. d. Sehorgans 1854.

vertikaler Bewegung die horizontalen Gefäßäste, so daß erst bei kreisender Bewegung das vollkommene Bild entsteht. Im Gegensatz zu der diascleralen und transpupillaren Methode sind es hier nur die feinen und feinsten Gefäße, die abgebildet werden, einige im ganzen radiär angeordnete etwas größere Gefäßäste und im übrigen ein aus erstaunlich vielen Capillaren bestehendes, zartes, engmaschiges, in sich geschlossenes Netzwerk, das den mittleren gefäßlosen Hof mit zierlichen Randschlingen umschließt. Eine, wenn auch nur angenäherte Vorstellung gibt die von C. HESS¹ angefertigte Zeichnung, die auch die chagrinierter Punktumusterung des zentralen Hofes wiedergibt. Eine ältere Abbildung findet sich bei RUETE² und MICHAELIS³.

Bei der diascleralen Belichtung, die das Augeninnere mit „falschem“ Seitenlicht erfüllt, erscheint im geblendeten Auge auf einem in Bronzeton oder bei starker Lichtquelle goldgelb leuchtenden Hintergrund das dunkle Geäder des Gefäßbaums in seiner vollen Ausdehnung mit seiner Ursprungsstelle, der Papille, entsprechend dem vom Augenspiegelbefund bekannten Gefäßbild. Bei scheibenförmiger unscharfer oder bei perpalpebral-diascleraler Belichtung sind wegen der Halbschattenbildung nur die größeren Gefäßäste sichtbar, die mit spitzen Enden auslaufen scheinen. Ist aber die Belichtung scharf punktförmig, so lassen sich die zur Mitte des Gesichtsfeldes hin verlaufenden Äste bis in die feinsten Capillaren rund um den mittleren gefäßlosen Hof verfolgen, ganz wie bei dem Versuch mit dem durchbohrten Papier. So hat es schon H. MÜLLER beschrieben, während spätere Autoren der Meinung waren, daß mit den beiden Methoden verschiedene Gefäßschichten abgebildet würden. Darin, daß nur um den mittleren Bezirk herum die feinsten Gefäße erscheinen und selbst die gröberen Gefäßstämme im peripheren Gesichtsfeld nur noch ganz verschwommen zu sehen sind, kommt die vom Zentrum zur Peripherie abnehmende Sehschärfe zum Ausdruck. Bei der Leichtigkeit, mit der das Gefäßbild auch einem Ungeübten demonstriert werden kann, ist, wie K. GOEBEL⁴ vorschlägt und mit Beispielen belegt, in solchen Fällen, wo Linsentrübungen die gewöhnliche Sehschärfenbestimmung vereiteln, die entoptische Methode zur Prüfung der Sehschärfe geeignet, da bei einer Herabsetzung des Sehvermögens auf $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{10}$ das entoptische Bild nicht mehr sichtbar wird und schon geringere zentrale Sehstörungen die Wahrnehmung erschweren. Gegenüber der diascleralen Belichtung bietet die transpupillare, die nur die gröberen Gefäßäste zeigen kann, keine Vorteile.

Auch bei diesen Methoden erscheint das Geäder „hellverbrämt“, wie PURKINJE sagt, und besonders bei ruckweiser Bewegung der Lichtquelle hebt sich der helle Saum deutlich ab, wie aus der Verlegung des Schattens verständlich ist. Bei nicht bewegter Lichtquelle dauert es höchstens 1–2 Sekunden, bis das Schattenbild verschwindet.

Bei geöffnetem Auge erscheinen die Schattenverschiebungen als Scheinbewegungen, die auf eine gleichzeitig gesehene äußere Fläche projiziert und

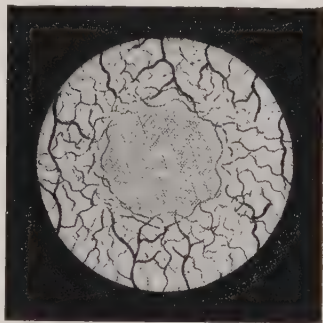


Abb. 99. Perimakuläre Gefäßschatten mit zentralem Hof. (Nach C. HESS.)

¹ HESS, C.: Arch. Augenheilk. **86**, 89 (1920). Tafel A.

² RUETE: Ophthalmologie S. 276 — Physikalische Untersuchungen des Auges, Tab. 8, Abb. 3. Leipzig 1854.

³ MICHAELIS: Über die Retina. Nov. Act. **19**, Tab. 38, zitiert nach H. MÜLLER.

⁴ GOEBEL, K.: Funktionsprüfung d. zentr. Netzhautpartien auf entoptischem Wege. Arch. Augenheilk. **90**, 245 (1922).

gemessen werden können, und HEINR. MÜLLER¹, der zuerst die Genese der von PURKINJE beobachteten Aderfiguren erkannte, verwertete diese Scheinbewegungen, indem er gleichzeitig die Bewegung des Lichtpunktes auf der Sclera maß und daraus den Abstand zwischen Gefäßen und Sehelementen berechnete. In welcher Beziehung die Scheinbewegungen zu den Bewegungen der äußeren Lichtquelle stehen, zeigt für transpupillare Belichtung Abb. 100, für die diasclerale Belichtung die Abb. 101. Hierin bedeuten a die äußere Lichtquelle, b ihr

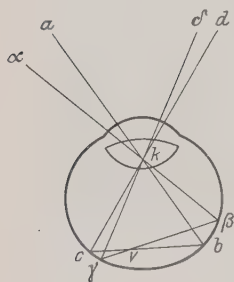


Abb. 100. Scheinbewegung der Gefäßschatten bei transpupillarer Belichtung. (Nach FICK.)

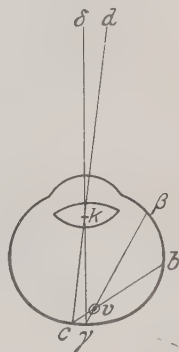


Abb. 101. Scheinbewegung der Gefäßschatten bei diascleraler Belichtung. (Nach HELMHOLTZ.)

Bild, v das schattenwerfende Gefäß, c das Schattenbild und d dessen äußere Projektion, während die griechischen Buchstaben für eine andere Stellung der Lichtquelle gelten. Man sieht hieraus, wie äußere Lichtquelle und projiziertes Schattenbild sich in gleicher Richtung bewegen. Wird dagegen bei transpupillarer Belichtung die Lichtquelle senkrecht zur Meridianebene hinter die Papierebene verschoben, so muß sich das projizierte Bild nach vorn, in umgekehrter Richtung bewegen. Aus seinen Messungen und Konstruktionen berechnete H. MÜLLER für die Entfernung von gefäßführender und reizbarer

Netzhautschicht in mehreren Versuchen die Zahlen 0,17, 0,19–0,21, 0,22, 0,25 bis 0,29, 0,29–0,32 mm, bei drei anderen Beobachtern 0,19, 0,26 und 0,36 mm. Hiermit verglich er den histologischen Befund, der zeigt, daß die Retinalgefäße sich nur in den inneren Netzhautschichten finden, nicht über die äußere Grenze der inneren Körperschicht hinausgehen und die Entfernung von dort bis zur Zapfenschicht 0,2–0,3 mm beträgt. Obwohl es sich bei dieser Schätzung nicht um absolute Genauigkeit handeln kann, ist die Übereinstimmung doch so gut,

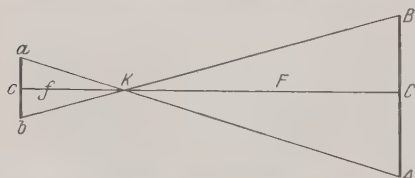


Abb. 102. Schema zur Bestimmung von Schwinke und Bildgröße.

daß als lichtperzipierende Schicht nur noch das Sehepithel mit dem retinalen Pigment in Betracht kommt.

Da hier und bei anderen Gelegenheiten — bei der Messung von Papille und Macula — eine Umrechnung von äußeren Objektständen in Netzhautabstände erforderlich ist, so sei die Art der Umrechnung kurz angegeben. Wenn in der beistehenden Zeichnung (Abb. 102) K den Knotenpunkt des Auges, ab den Netzhautabstand und AB den Objektstand, $KC = F$ die Entfernung der Objektebene vom Auge, $Kc = f$ die Entfernung des Knotenpunktes von der Netzhaut (durchschnittlich = 15 mm) bedeutet, so ist $f:F = ac:AC$. Da f für das Einzelauge nicht genau angebar ist, kann statt dessen der Schwinke AKB , der von den durch den Knotenpunkt gehenden Richtungsstrahlen eingeschlossen wird, als Maß dienen; er wird mit dem Perimeter bestimmt oder nach der Formel $AC:F = \tan \angle AKC$ berechnet.

Bei den drei bisher angeführten Methoden zur Schattendemonstration spielt die ungewöhnliche Richtung der Lichtstrahlen die Hauptrolle, wozu als begünstigendes Moment die Vermeidung der Lokaladaptation hinzukommt. In den folgenden, weniger allgemein bekannten Erscheinungsweisen ist der letztere Faktor für sich allein wirksam.

¹ MÜLLER, H.: Zitiert auf S. 234.

Wenn unter gewöhnlichen Bedingungen die Gefäßschatten deshalb unbemerkt bleiben, weil sie unverrückt auf dieselben Netzhautstellen fallen, so ist zu folgern, daß sie, bevor noch die Lokaladaptation eintreten kann, im ersten Augenblick nach plötzlicher Belichtung des dunkel adaptierten Auges sichtbar werden. Das ist in der Tat der Fall und von AUBERT¹, HERMANN², FICK³, EWALD⁴, ZEHENDER⁵ und seither von mehreren Autoren bemerkt worden. Wenn beim Erwachen des Morgens das Auge gegen die weiße Zimmerdecke aufgeschlagen wird, ist die rasch verschwindende Gefäßfigur bei geeigneter Beleuchtung zwar nur mit ihren gröberen Ästen aber doch deutlich genug zu sehen. Dabei werden zugleich zentraler Fleck und blinder Fleck entoptisch sichtbar, wie später zu besprechen sein wird⁶. Die anfängliche Schwierigkeit, das flüchtige Bild aufzufassen, und das rasche Eintreten allgemeiner Helladaptation werden beseitigt, wenn das Auge gleich nach dem Aufschlagen wieder geschlossen wird, so daß das Bild im Augenblicksehen mehrmals hintereinander hervorgerufen werden kann. Später genügt es, das Auge mehrere Minuten geschlossen und zum Ausschluß des perpalpebralen Lichts bedeckt zu halten, um beim Aufschlagen des Auges gegen eine weiße Papierfläche das Gefäßbild zu projizieren. Größere Helligkeit der weißen Fläche beeinträchtigt, vielleicht durch Blendung und rasche Adaptation, die Erscheinung. Doch können bei blinzeln, ganz kurz dauerndem Augenaufschlag gegen eine sehr helle Fläche die feinsten Gefäße in der Umgebung des zentralen Bezirks blitzartig zur Beobachtung kommen.

Nach einiger Übung gelingt es, umgekehrt auch bei plötzlicher Verdunkelung (Ausschalten des elektrischen Lichts) die Gefäße bruchstückweise hell auf dunklem Grunde aufblitzen zu sehen. Sie erscheinen hier im negativen Nachbild⁷. Es zeigt sich also, daß schon unter gewöhnlichen Beleuchtungsbedingungen die Gefäße dauernd ihren Schatten auf die Netzhaut werfen, so wie sich auch bei sorgfältigem Perimetrieren einige Gefäßverzweigungen als kleinste blinde Flecke im Gesichtsfeld verraten, und die allen Methoden gemeinsame Grundbedingung ist nur der plötzliche Belichtungswechsel. BRÜCKNER⁸ sieht bei schwacher diascleraler Belichtung, wenn die Lichtquelle einige Sekunden bis zum Verschwinden der Schattenfigur unbewegt gehalten war und dann plötzlich ausgeschaltet wird, die gröberen Gefäßäste hellgelb leuchtend auf dunklem blaugrünem Felde. Auch die hellen Säune, welche die Schattenzeichnung zu begleiten pflegen, sind im Grunde schon negative Nachbilder.

Ist zuvor durch Betrachten einer blendend hellen Fläche (stark beleuchtete Mattscheibe) ein intensives Blendungsbild entworfen, das im geschlossenen Auge als starkes positives Nachbild erscheint, so wird es beim Aufschlagen des Auges gegen einen hellen Hintergrund in ein negatives Nachbild verwandelt, und in ihm heben sich nun ebenfalls im ersten Augenblick die zur Mitte hinziehenden Gefäße hell auf dunklem Grunde ab. In dieser Beobachtung, die sonst in der Literatur noch nicht mitgeteilt ist, kommt die starke Mitwirkung des Simultan-contrastes zum Ausdruck.

¹ AUBERT: Physiologie der Netzhaut. Schlußkapitel. Breslau 1865.

² HERMANN: Grundriß d. Physiologie, S. 366 5. Aufl.

³ FICK: Zitiert auf S. 233, S. 125.

⁴ EWALD: Entoptische Wahrnehmung der Macula lutea und des Sehpurpurs. Unters. aus d. physiol. Inst. Heidelberg **2**, 242 (1882).

⁵ ZEHENDER, W. v.: Die Schattenbilder der Netzhautgefäße und der Eintrittsstelle des Sehnerven. Klin. Mbl. Augenheilk. **33**, 112 (1895).

⁶ Eine Abbildung d. Erscheinung hat EWALD, l. c., Tafel 9, gegeben.

⁷ Siehe EXNER: Über einige neue subjektive Gesichtserscheinungen. Arch. f. Physiol. **1**, 378 (1868).

⁸ BRÜCKNER, A.: Zur Kenntnis einiger subjektiver Gesichtserscheinungen. Arch. Augenheilk. **64**, 80 (1909).

Ist durch mäßigen, aber bis zur temporären Erblindung fortgesetzten Druck auf das Auge eine venöse Stauung der Augengefäße erzielt, so ist danach im Augenblicksehen ein weitmaschiges Netz aus breiten verschwommenen Strängen dunkel auf hellem Grunde zu sehen, das sich einige Zeit hält und den erweiterten Venen angehört¹. Durch den gleich zu beschreibenden Druckversuch läßt es sich vom Arterienbild differenzieren.

Pulsierendes Gefäßbild.

An Stelle der gleichmäßigen Gefäßschatten ohne Strömung und Eigenbewegung wird durch Erhöhung des intraokularen Druckes ein pulsierendes Gefäßbild hervorgerufen, wie es PURKINJE andeutungsweise gesehen² und später STIGLER³, BRÜCKNER⁴, EBBECKE genauer untersucht haben. Schon ohne besondere Eingriffe ist bei Gelegenheiten, wo das Herz heftig schlägt, nach angestrengtem Lauf oder erhitzendem Bergsteigen, im peripheren Gesichtsfeld ein Pulsieren zu sehen, ohne erkennbare Zeichnung, nur als rhythmische Erhellung und Verdunkelung. Wird nun, während das Auge gegen eine gleichmäßig helle Fläche gerichtet bleibt, der Augendruck gesteigert, durch Preßatmung oder Husten, durch äußeren seitlichen Druck auf den Augapfel oder durch eine luftdicht vor das Auge gesetzte Glaskapsel, in die Luft eingepumpt wird, so entwickelt sich immer mehr zur Mitte hin die Zeichnung einer synchron mit dem Herzschlag auftauchenden und verschwindenden Gefäßfigur mit doppelt konturierten Gefäßlinien, indem eine helle ziemlich scharfe und eine mattgraue verschwommene Linie nebeneinander verlaufen. Von ihnen ist die helle Linie die auffälligere. BRÜCKNER sieht zuweilen eine mittlere dunkle Linie zu beiden Seiten von einer hellen umrandet. Die Bedingungen — kräftiger Herzschlag, weite Arterien, Höhe des Außendrucks nahezu gleich dem diastolischen Blutdruck — sind die gleichen, die bei Ophthalmoskopie des Augenhintergrundes den Druckpuls der Arterien bewirken, und es ist nicht zweifelhaft, daß es sich um Arterienpulsation handelt. Bei allmählicher Drucksteigerung mit Hilfe der Glaskapsel ermöglicht das Auftauchen und wieder Verschwinden der Pulsation eine angenäherte Schätzung des diastolischen (etwa 45 mm Hg) und systolischen (etwa 100 mm Hg) Blutdrucks. Die Erklärung der Erscheinung ist nicht einfach. Eine mechanische Reizung durch die pulsatorischen Kaliberschwanke, wie zunächst angenommen, wird dadurch widerlegt, daß der Versuch nur im Hellen, nicht im Dunkeln gelingt, und kann auch die dunklen Linien nicht erklären. Weiter kommen plötzliche Verbreiterungen des Arterien schattens und plötzliche Verlagerung von Lichtreflexen an der Arterienwand in Frage. Am wahrscheinlichsten ist es wohl, pulsatorische Lokomotionen der Netzhaut zur Erklärung heranzuziehen. Denn der systolische Anstieg des Binnendrucks, der die Wand ruckweise dehnt, verschiebt zugleich das Gefäß als Ganzes etwas aus seiner Lage, wenigstens solche Gefäße, die geschlängelt und nicht fest auf ihrer Unterlage angeheftet sind, wie es bei den Netzhautgefäßen der Fall ist. Dadurch fällt das äußere Licht auf vorher beschattete, lokal dunkel adaptierte Netzhautstellen, wo es stärker wirkt, während das Gefäß seitlich davon mit verschwommenem Schatten hin und her huscht.

¹ EBBECKE: Entoptische Versuche über Netzhautdurchblutung. Pflügers Arch. **186**, 227 (1921).

² Ältere Angaben von SAUVAGES, STEINBUCH, AUBERT, zitiert von ZEHENDER: Klin. Mbl. Augenheilk. **33**, 294 (1895).

³ STIGLER, R.: Beitr. z. Kenntnis v. d. entopt. Wahrn. d. Netzhautgefäße. Z. Psychol. **39**, 327 (1905).

⁴ BRÜCKNER: Zitiert auf S. 245, S. 17.

Eine ähnliche Erklärung gilt auch für folgende Beobachtung: Drückt man das gegen den hellen Himmel gerichtete offene Auge durch kurzen Druck so stark, daß einen Augenblick alle Arterien zugequetscht sind, und läßt dann plötzlich mit dem Druck nach, so springen Lichtpünktchen und Lichtlinien auf. Hat man durch häufige Wiederholung und Gewöhnung gelernt, die Einzelheiten des momentanen Vorgangs aufzufassen, so sieht man, daß auch diese Abbildung dem Gefäßverlauf entspricht. Und zwar tauchen kurze Gefäßstrecken rasch hintereinander auf, zuerst drei schmale Linien, die ziemlich horizontal von der Gegend des blinden Fleckes nach der Netzhautmitte hinziehen, und einige Gefäßstückchen in der Umgebung des blinden Fleckes, dann folgen in etwas langsamerem Tempo mehr periphere Abschnitte. Der Gesamteindruck ist der von auseinandergezogenen Lichtpunkten, die sich von der Mitte nach dem Rand zu bewegen. Man sieht entoptisch, wie sich die leergequetschten kleinen Arterien der Netzhaut von der Eintrittsstelle der Zentralarterie her füllen und dabei etwas verschieben. Auch dieser Versuch gelingt nur im Hellen. Im Dunkeln sieht man beim plötzlichen Nachlassen eines ganz kurz dauernden Druckes einen schmalen hellen Ring um den blinden Fleck herum aufleuchten. Nur BRÜCKNER sieht dabei auch einige Gefäßstücke hell auftauchen.

Als mechanische Reizung deutet C. HESS¹ die entoptische Wahrnehmung der Wirbelvenen, die er beschreibt, in Anknüpfung an die Beobachtung von CH. BELL², daß bei heftigem Niesen durch den Expirationsstoß ein Lichtblitz empfunden wird. Wie HESS findet, genügt bei herunterhängendem Kopf schon ein mäßiger Expirationsstoß, um im Gesichtsfeld eines Auges — das andere wird durch Kompression ausgeschaltet — sowohl im Dunkeln wie im Hellen, vier helle Flecke oben außen, oben innen, unten außen und unten innen auftauchen zu lassen, die ihrer Lage nach mit dem intraokularen Ansatz der Wirbelvenen in Beziehung gesetzt werden. Indem sowohl an diesem sinusartigen Ursprung, der durch Zusammenfließen zahlreicher Aderhautvenen entsteht und nur durch eine dünne Schicht von der Netzhaut getrennt ist, als im Augeninnern durch den Expirationsstoß eine plötzliche venöse Blutdrucksteigerung erfolgt, ist eine mechanische Reizung der Netzhaut möglich.

Eine eigenartige Beschreibung eines Gefäßbildes geben VIERORDT³ und sein Schüler LAIBLIN⁴, indem sie durch Druck des geschlossenen oder durch intermittierende Beleuchtung des geöffneten Auges ein „lebhaft rot gefärbtes Netzwerk, welches schwarze Maschenräume zwischen sich läßt“, entoptisch hervorbringen, das im mittleren Gesichtsfeld am deutlichsten ist und das sie als Bild der Choriocapillaris deuten. Doch ist ihre Beobachtung trotz vieler darauf gerichteter Bemühungen unbestätigt geblieben.

Entoptische Wahrnehmung der Blutbewegung⁵.

Beim ruhigen Blick gegen eine recht helle, gleichmäßige Fläche, etwa gegen den blauen wolkenlosen Himmel, gegen eine gleichmäßige Wolkendecke oder ein Schneefeld sind kleine Lichtflecke zu sehen, die eine kurze Strecke durch das Gesichtsfeld huschen, auftauchen und verschwinden, in gekrümmten, geschlängelten aber bestimmten Bahnen verlaufen und nur einen mittleren Bezirk nicht erreichen. Wie viele von diesen glänzenden bewegten Punkten gleichzeitig zu sehen sind, scheint sehr verschieden, zuweilen sind es ganz vereinzelt Funken,

¹ HESS, C.: Entoptische Wahrnehmungen der Wirbelvenen. Graefes Arch. **53**, 52 (1902).

² BELL, CH.: Proc. roy. Soc. **19**, Juni 1823.

³ VIERORDT, K.: Die Chorioidealgefäßfigur des Auges. Arch. f. physiol. Heilk. **1856**, 567.

⁴ LAIBLIN, A.: Die Wahrnehmung der Chorioidealgefäße des eigenen Auges. Diss. Tübingen 1856.

⁵ HELMHOLTZ: § 15, S. 191 (dort die ältere Literatur). — ABELSDORFF u. NAGEL: Über die Wahrnehmung der Blutbewegung in den Netzhautcapillaren. Z. Psychol. **34**, 291 (1904). — BÜHLER, K.: Beobachtung der Blutbewegung im Auge. Pflügers Arch. **165**, 150 (1916). — SCHEERER, R.: Die entoptische Sichtbarkeit der Blutbewegung und ihre klinische Bedeutung. Klin. Mbl. Augenheilk. **73**, 67 (1924).

zuweilen ein dichter Schwarm von Silberfischen gleichsam, die durcheinander spielen, 30—50 und mehr. Schlägt man nach vorhergehender Dunkeladaptation das Auge auf, so hat man den Eindruck, daß die Pünktchen zunächst zahlreich und langsamer, später spärlicher aber schneller sind und schließlich fast ganz fehlen. Form, Größe und Helligkeit der Lichtpunkte variieren, es gibt kleinere und größere, die kleinen mehr kreisförmig und etwas geschwänzt, die größeren deutlich elliptisch ausgezogen, 2- bis 3mal so lang als breit, wobei sie sich immer in der Richtung des Längsdurchmessers bewegen, zum Teil gefolgt von einem etwas dunkleren Schatten. Auf eine Entfernung von 25 cm projiziert, haben sie eine scheinbare Größe von etwa 2 mm. Niemals laufen mehrere nebeneinander in der gleichen Bahn, doch wird zuweilen in kurzen Abständen immer wieder dieselbe Bahn befahren. Nach übereinstimmender Angabe der Beobachter macht Bücken, Niesen, Husten die Erscheinung deutlicher, das Gewimmel dichter. Sind die Pünktchen zahlreich und lassen sie sich über eine etwas längere Strecke verfolgen, was ja nur im parazentralen Sehen möglich ist, so sieht man häufig, wie sie gleichsam mit einem Ruck zum Vorschein kommen, in ihrer Geschwindigkeit etwas nachlassen und dann einen zweiten Anstoß erfahren. Diese, wenn auch schwache Beschleunigung trifft sämtliche im Augenblick vorhandenen Pünktchen gleichzeitig, und es ist ein Rhythmus erkennbar, der genau dem Pulsschlag entspricht. Für manche Beobachter erscheint die Bewegung gleichförmig. Ihre Geschwindigkeit beträgt schätzungsweise $\frac{1}{2}$ mm in der Sekunde. Nur ZEHENDER, der im Alter von 75 Jahren die Erscheinung beobachtet, gibt an, daß die an sich gleichmäßige Bewegung zeitweise sehr langsam oder stockend wurde. Sehr deutlich wird die rhythmische Beschleunigung, wenn ein leichter Druck seitlich aufs Auge ausgeübt wird; bei Verstärkung des Druckes bewegen sich die Pünktchen nur noch bei jeder Systole ein wenig und bleiben dann ganz stehen, worauf sich das Gesichtsfeld durch Druckanämie verdunkelt (NAGEL). Nach dem Aufhören des Druckes setzt die Bewegung mit erhöhter Lebhaftigkeit ein.

Ohne Zweifel hängt die Erscheinung mit der Blutkörperchenbewegung zusammen, und SCHEERER macht den Vorschlag, die Erscheinung klinisch zu bewerten und normale Fälle mit pulsatorisch beschleunigter Bewegung von Fällen mit gleichförmiger Bewegung (Gefäßspasmen, Arteriosklerose) zu unterscheiden. Bei der Deutung der Erscheinung, die einigermaßen dem mikroskopischen Capillarkreislauf zu vergleichen ist, bleibt auffällig, warum nicht ein kontinuierliches Strömen zu sehen ist, sondern nur vereinzelte Pünktchen. Und warum sind die Pünktchen leuchtend und nicht Schatten? In welchen Bahnen bewegen sie sich?

Die Vermutung, daß es sich um mechanische Reizung der Netzhaut durch die dem Sehepithel am nächsten kommenden Blutkörperchen handle, wird widerlegt durch die immer wieder bestätigte Beobachtung, daß die Erscheinung im Dunkeln nicht zu sehen ist, sondern hellen Lichtes bedarf. Nachdem schon ROOD und BECKER bemerkt hatten, daß durch Vorsetzen eines blauen Glases die Erscheinung begünstigt, durch rotes Glas beeinträchtigt wird, führten ABELSDORE und NAGEL durch Untersuchung im spektralen Licht den einwandfreien Nachweis, daß alle die vom Blut absorbierten Wellenlängen (Violett, Indigoblau, aber auch Gelbgrün) die Erscheinung sichtbar, die vom Blut durchgelassenen (Rot, Orangegelb, aber auch Cyanblau) sie unsichtbar machen.

Damit ist auch die Methode gegeben, welche die beste Demonstration ermöglicht. Eine Mattglasscheibe wird recht intensiv durch eine Bogenlampe beleuchtet und durch ein passendes Lichtfilter betrachtet. Ein Absorptionstrog wird mit 20proz. Kupfersulfatlösung unter Zusatz von Ammoniak gefüllt und aus dem hindurchgelassenen kurzwelligen Lichtgemisch durch einen zweiten Filter mit dünner Kaliumpermanganatlösung noch das Cyanblau entfernt. Hierdurch ist die Beobachtung der Pünktchen, die sich glänzend weiß von

blauem Grunde abheben, wesentlich erleichtert und auch dem Ungeübten gut möglich. Auch die Quecksilberdampflampe mit blauen Gläsern (FORTIN) oder der KOEPPESche Blaulichtbestrahlungsapparat sind anwendbar.

Mit dem Befund von ABELSDORF und NAGEL, daß es sich um eine Absorptionswirkung handelt, ist nun die Tatsache in Übereinstimmung zu bringen, daß eine Schattenwirkung nur als Begleiterscheinung, die Lichtflecken dagegen als das Wesentliche auftreten. So ist die Annahme gemacht, daß die Blutkörperchen als lichtsammelnde Linsen wirkten, wenn sie bei rollender Bewegung zufällig in die richtige Lage kämen oder aus bikonkaven Scheibchen in konkav-konvexe umgepreßt würden. Statt der Linsenwirkung, die zuletzt noch BÜHLER vertreten hat, vermutet SCHEERER, daß das kurzwellige Licht in den roten Blutkörperchen gebeugt und total reflektiert werde, wodurch die Körperchen selbstleuchtend würden. Aus physikalischen Gründen und wegen der relativ spärlichen Verteilung der Lichtflecken hat die Erklärung am meisten für sich, die an HELMHOLTZ anknüpft. HELMHOLTZ stellte sich vor, daß gelegentlich ein größeres Blutkörperchen sich in einem der engen Gefäße klemmt, so daß eine Zeitlang die benachbarte Gefäßstrecke leer oder nur plasmahaltig ist, bis sich auf einmal ein Haufen gestauter Blutkörperchen löst. So kann eine länglich ausgezogene helle Strecke von einem Schatten gefolgt sein, und auch die Tatsache, daß es sich nicht um ein kontinuierliches Fließen, sondern um einen scheinbar launischen Wechsel handelt, ist erklärt. Durch die neueren capillarmikroskopischen Beobachtungen hat die Annahme, daß es sich um die entoptische Erscheinung von Plasmalücken handelt, erheblich an Wahrscheinlichkeit gewonnen. Nur ist es nicht mehr nötig, eine zeitweilig eintretende mechanische Stauung der Blutkörperchen anzunehmen, seitdem die Mikroskopie der Fingercapillaren gelehrt hat, wie häufig gerade bei verlangsamter Strömung die Blutkörperchensäule „körnig“ wird, weil schon im strömenden Blut durch Agglutination Blutkörperchenhaufen gebildet sind, welche Plasmalücken freilassen. Da aller Wahrscheinlichkeit nach die Blutströmung im helladaptierten Auge lebhafter ist als im dunkeladaptierten, so wird verständlich, warum die Plasmalücken nach vorangegangener Dunkeladaptation zahlreicher geworden sind und dann spärlicher werden. Besonders stimmt damit überein, daß bei Infektionskrankheiten, wie Grippe, welche die Sedimentierungsgeschwindigkeit und Agglutination begünstigen, die Erscheinung der huschenden Lichtflecken außerordentlich deutlich, ja störend und lästig wird, wofür außer einer Beobachtung von BÜHLER auch eigene Erfahrung angeführt werden kann. Als Plasmalücken werden die Lichtflecken, wie ohne weiteres verständlich ist, in ihrer Größe, Form und Helligkeit variieren, zumal sie noch in verschiedenen Schichten der Netzhaut zustande kommen können.

Nach TH. LEBER¹ liegen die größeren Gefäßstämme dicht unter der Membrana limitans interna und finden sich drei Capillarnetze, eins in der Nervenfaserschicht, eines an der inneren und eines an der äußeren Fläche der inneren Körnerschicht. Mit dem Aufhören der Nervenfaser- und Ganglienzellenschicht in der Gegend der Fovea endigen auch die Capillaren der Netzhaut. Die Capillaren sind eng, mit einem Lumen von $5-7\mu$; die Weite der Maschen schwankt zwischen $0,02$ und $0,075\text{ mm}$. Da die Blutbewegung in dem parazentralen Bezirk rund um den gefäßlosen Hof gut zu sehen ist, wo nur noch kleine Gefäße liegen, und da eine pulsatorische Beschleunigung angedeutet ist, handelt es sich wahrscheinlich um Capillaren und Präcapillaren.

¹ LEBER, TH.: Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges. GRAEFE-SAEMISCHS Handb. I, Kap. XI (1903).

Subjektives Augenrot und Sehpurpur.

In allen den Fällen, wo das Schattenwerfen der Gefäße oder des Blutes sichtbar wird, wäre zu erwarten, daß die Zeichnung, ähnlich wie beim Augenspiegeln, in roter Farbe erscheint, da das Blut rotes Licht ungehindert hindurchläßt. Statt dessen handelt es sich nur um dunkle, tonfreie Umrißlinien. Eine Erklärung hierfür findet sich in dem Umstand, daß das beleuchtete Augennere dauernd von rotem Licht erfüllt ist, wie der Versuch des Augenleuchtens lehrt, und selbst bei geschlossenen Augen durch die Augenlider noch viel rotes Licht einfällt, wie sich zeigt, wenn die geschlossenen Augen abwechselnd bedeckt und freigegeben werden. Zwar läßt sich durch Vorsetzen einer Dunkelröhre das seitlich einfallende und zum Teil durch die Sclera gelangende „falsche“ Licht abblenden (E. HERING), aber auch dann wirkt noch das von der Netzhaut ins Augennere reflektierte rote Licht. So befindet sich das Auge dauernd in einem Zustand starker Rotverstimmung oder Rotadaptation, was zugleich mit dem die Farbtönung überdeckenden Helligkeitskontrast die Auffassung der roten Farbe in der Gefäßzeichnung verhindert. Unter besonderen Umständen kommt aber ein subjektives Augenrot zum Vorschein, wenn etwa beim Lesen eines Buches im Freien die Sonne stark von der Seite ins Auge scheint und nun die schwarzen Buchstaben plötzlich leuchtend rot auf weißem Grunde erscheinen. Hier entsteht infolge des im ganzen Augennern herrschenden roten Lichtes an den Stellen die Rotempfindung, wo sie nicht durch die allgemeine Helligkeitsempfindung übertönt ist.

Da eine Dunkeladaptation auch die Rotadaptation aufheben muß, ist zu untersuchen, wie im ersten Augenblick nach Dunkeladaptation die Momentanbelichtung wirkt. In der Tat können dann schwarze Streifen auf hellem Grund im Augenblicksehen oder Flimmersehen (bei intermittierender Belichtung) intensiv rot erscheinen^{1,2}. Das ganze Gesichtsfeld sieht aber auch unter solchen Bedingungen nicht rot aus, wohl weil wiederum die Helligkeitsempfindung die Rotempfindung übertönt. Nur EWALD³ sieht beim ersten Aufschlagen der Augen nach der Nachtruhe den Bezirk zwischen den gröberen Gefäßästen und dem gelben Fleck rosarot gefärbt. Sehr deutlich gelingt dagegen der Versuch, wenn das mäßig dunkeladaptierte Auge gegen eine mattbeleuchtete weiße Fläche, etwa vom Zimmer aus gegen ein Fenster in später Nachmittagsbeleuchtung, aufgeschlagen und gleich wieder geschlossen wird. Es kommt dabei auf die passende Belichtungsdauer an, die auch durch Vorsetzen eines photographischen Momentverschlusses vor das Auge ausfindig gemacht werden kann. Dann erscheint die Fläche intensiv violett oder purpurn gefärbt². Die Beobachtung, die einem im Augenblicksehen Geübten keine Schwierigkeiten bereitet, verdient wohl deswegen Erwähnung, weil sie kaum eine andere Deutung zuläßt als die einer entoptischen Sichtbarkeit des Sehpurpurs, der sich im dunkeladaptierten Auge genügend angesammelt hat. Hieraus ist weiter zu folgern, daß die Stäbchen, in deren Außengliedern sich der Sehpurpur vorfindet und denen nur Schwarz-Weiß-Empfindung zugesprochen wird, doch auf die benachbarten Zapfen reflektiertes zerstreutes Licht gelangen lassen. Ein ganz ähnliches subjektives Violett läßt sich auch im Flimmerlicht hervorrufen, wenn vor dem gegen eine mattweiße Fläche in dunkler Umgebung gerichteten Auge eine undurchsichtige Scheibe mit sektorenförmigen Ausschnitten in passender Geschwindigkeit rotiert. Wenn die Rotationsgeschwindigkeit von der Verschmelzungsfrequenz

¹ BIDWELL: Proc. roy. Soc. **60**, 368 (1896); **61**, 262 (1897).

² EBBECKE: Pflügers Arch. **185**, 219 (1920).

³ EWALD: S. 244. Zitiert auf S. 245.

ein wenig vermindert wird, so überzieht sich das graue Gesichtsfeld mit einem Violett, das von der Peripherie her zur Mitte gleichsam herüberfließt und, da das Flimmersehen als ein wiederholtes Augenblicksehen gedeutet werden kann, eine ähnliche Erklärung findet. Erst bei weiterer Herabsetzung der Umdrehungsgeschwindigkeit treten allerlei andere Färbungen und Musterungen im Gesichtsfeld auf, wie sie von PURKINJE, FECHNER, CHARPENTIER u. a. beschrieben sind. Daß mit der Färbung des Augenlichts vermutlich auch das farbige Abklingen der Nachbilder in Beziehung steht, sei nur erwähnt.

Entoptische Wahrnehmung der Papille. Lage und Größe des blinden Flecks.

Anschließend an MARIOTTES Entdeckung waren die Bemühungen lange Zeit darauf gerichtet, Größe und Umrisse des blinden Flecks zu bestimmen. Nachdem die optischen Konstanten des Auges gefunden waren, galt es, die am blinden Fleck gefundenen mit den histologisch an der Papille gefundenen Daten in Beziehung zu setzen. Hierüber liegen eine lange Reihe von Angaben vor, die bis in die neueste Zeit mit verfeinerten Gesichtsfeldmessungen immer wieder nachgeprüft sind und von denen einige zusammengestellt seien.

Die schon von MARIOTTE demonstrierte Tatsache, daß auf 2 m Entfernung der Kopf eines Menschen im blinden Fleck unsichtbar wird, sowie die Schätzung, daß 11 Vollmonde nebeneinander auf seinem Durchmesser Platz haben würden, geben eine Vorstellung von der scheinbaren Größe des blinden Flecks. Sein Umriß läßt sich nach HELMHOLTZ auf Papier zeichnen, wenn unter strengem Festhalten eines Fixierpunktes die Tintenspitze einer weißen Feder in die Gegend des blinden Flecks gebracht und ihr Verschwinden und Wiederauftauchen markiert wird. Auf diese

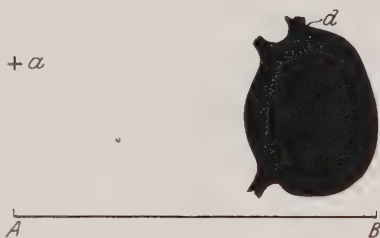


Abb. 103. Form und scheinbare Größe des blinden Flecks. a der Fixationspunkt. $AB = 1,5$ des Augenabstandes von der Papierfläche. (Nach HELMHOLTZ.)

Weise ist die nebenstehende Abbildung von HELMHOLTZ entstanden, die außer der längsovalen Stellung die Ansatzstellen der größeren Gefäßäste wiedergibt. In Winkelgraden gemessen wird Lage und Größe des Flecks durch die Perimetermethoden, die durch Einführung der BJERRUMSchen Gesichtsfeldmessung, des Stereokampimeters und Tangentenschirms verbessert sind.

Messungen von HELMHOLTZ, YOUNG und LISTING ergaben folgende Werte:

Scheinbarer Abstand des Gesichtspunktes von dem ihm nächsten Teil des blinden Flecks $12^{\circ} 25' - 12^{\circ} 56'$.

Von dem ihm entferntesten Teil $16^{\circ} 1' - 18^{\circ} 55'$.

Scheinbarer Durchmesser des blinden Flecks, variierend zwischen $3^{\circ} 39'$ und $9^{\circ} 47'$, im Mittel $5^{\circ} 56' - 6^{\circ} 56'$.

Wahrer Durchmesser für $f = 15$ mm berechnet 1,5–1,81 mm.

Der Durchmesser der Papille beträgt im Leichenaugen durchschnittlich 1,7 mm, mit starken individuellen Schwankungen zwischen 1,1–1,9 mm (ELSCHNIG).

Hiermit stimmen neuere Messungen gut überein.

Abstand der Mitte des blinden Flecks vom Fixierpunkt $14 - 18^{\circ}$, im Mittel $16,5^{\circ}$ (EICHENBERGER¹), 15° (DE VINCENTIIS²).

Abstand des Innenrandes vom Fixierpunkt $12^{\circ} 27' - 13^{\circ}$.

Größter horizontaler Durchmesser $4^{\circ} - 6^{\circ} 30'$, meist zwischen 5° und $5^{\circ} 30'$ (DE VINCENTIIS), $5^{\circ} 48' - 6^{\circ} 9'$ (MARLOW³).

¹ EICHENBERGER: Z. Augenheilk. **46**, 88 (1921).

² DE VINCENTIIS: Ann. Oftalm. **50**, 495 (1922).

³ MARLOW: N. Y. State J. Med. **23** (1923).

Größter vertikaler Durchmesser zwischen 3° und 7° , im Mittel $5^{\circ} 28'$ (EICHENBERGER), $6^{\circ}-8^{\circ}$, im Mittel $7^{\circ} 15'$ (DE VINCENTIIS), $7^{\circ} 58'-8^{\circ} 2'$ (MARLOW).

Mit seinem oberen Rande erhebt sich der blinde Fleck um $1^{\circ} 12'-2^{\circ} 47'$ über die durch den Fixationspunkt gelegte Horizontalebene.

Ähnliche vergleichende Messungen stammen von v. D. HOEVE, SUSUKI, EPPENSTEIN, RÖSSLER, GRADLE und BERENS¹.

LO CASCIO² findet beim Vergleich der perimetrisch gefundenen Werte mit Leichen- augen die Sehnervenscheibe mehr kreisrund als den meist deutlich längselliptischen blinden Fleck und nimmt an, daß infolge astigmatischer Projektion schiefer Bündel eine runde Scheibe elliptisch verzerrt erscheint. Jedenfalls entspricht einer Verschiedenheit in Hornhautdurchmesser und Refraktion an den beiden Augen einer Versuchsperson auch eine Verschiedenheit des perimetrisch gemessenen blinden Flecks.

Bei sorgfältigem Perimetrieren mit kleinflächigen farbigen und farblosen Objekten zeigt auch eine den blinden Fleck umgebende Randzone deutliche Abweichungen. In diesem Bezirk werden Formen und Helligkeitsdifferenzen undeutlicher oder gar nicht erkannt, kleine Objekte verschwinden bei ruhendem Blick besonders rasch, namentlich werden farbige Objekte nicht mehr in ihrem Farbton, sondern nur noch als Helligkeitsunterschiede wahrgenommen, oder verschwinden auf einem Hintergrund von gleichem Helligkeitswert, und es liegen ähnliche Verhältnisse vor wie an der äußersten Peripherie des Gesichtsfelds. Eine etwa 1° breite Randzone des blinden Flecks erweist sich als relativ farbenblind und schwachsichtig, das absolute Skotom ist von einem relativen Skotom umgeben³.

Als Beispiel seien die sorgfältigen Messungen von FERREE, RAND und WENTWORTH⁴ angeführt, die den horizontalen und vertikalen Durchmesser des blinden Fleckes für farblose und farbige Reize (auf weißem, schwarzem oder grauem helligkeitsgleichen Untergrund) angeben und in der folgenden Tabelle zusammen- gestellt sind.

Objekt		Grauer	Schwarzer	Weißer Untergrund
Horizontaler Durchmesser	Weiß	—	$4^{\circ} 28' 36''$	—
	Schwarz	—	—	$4^{\circ} 28' 36''$
	Rot	$5^{\circ} 2' 36''$	$5^{\circ} 40' 18''$	$6^{\circ} 2' 38''$
	Blau	$4^{\circ} 51' 30''$	$5^{\circ} 32' 14''$	$6^{\circ} 18'$
	Grün	$5^{\circ} 34' 14''$	$5^{\circ} 57' 8''$	$7^{\circ} 8' 50''$
Vertikaler Durchmesser	Weiß	—	$6^{\circ} 45' 36''$	—
	Schwarz	—	—	$7^{\circ} 14' 52''$
	Rot	$8^{\circ} 25' 34''$	$9^{\circ} 6' 38''$	$9^{\circ} 6' 38''$
	Blau	$8^{\circ} 4' 48''$	$8^{\circ} 44' 46''$	$9^{\circ} 31' 34''$
	Grün	$8^{\circ} 16' 50''$	$9^{\circ} 18' 22''$	$10^{\circ} 30' 28''$

Wie sich herausstellt, erscheint der Durchmesser des blinden Flecks für farbige Reize wesentlich größer als für farblose, wobei der Helligkeitskontrast

¹ v. D. HOEVE: Arch. Augenheilk. **70**, 155—162 (1911). — SUSUKI: Nippon Gaikakai Jashi, Mai 1912. Vgl. Klin. Mbl. Augenheilk. **15**, 568 (1913). — EPPENSTEIN: Zbl. Ophthalm. **1**, 430 (1914). — RÖSSLER, F.: Arch. Augenheilk. **86**, 55 (1920). — GRADLE, H. S.: Ann. of Ophthalm. **24**, 637 (1915); **25**, Okt. 1916 — Amer. J. Ophthalm. **4**, 530 (1921). — BERENS: Trans. ophthalm. Soc. **21**, 271 (1923). — OVIO: Ann. Oftalm. **36**, 3 (1907); Ref. Jber. Ophthalm. **38**, 74 (1908). — LANDOLT, C.: Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilk. **2**, A, IV (1), 551 (1904).

² LO CASCIO: Ann. Oftalm. **50**, 607 (1922).

³ JOHANSSON: Upsala Läk.för. Förh. **19**, 491 (1884). — PREVEDI: Beobachtungen über das Verhalten der Farben an der Peripherie des blinden Flecks. Ann. Oftalm. **43**, 361 (1914). — OVIO: Osservazioni sulla regione cieca di Mariotte. Ann. Oftalm. **36**, 3 (1907).

⁴ POLIMANTI: Contribution à la physiologie de la tache aveugle de Mariotte. J. de Psychol. **5**, 1 (1908). — HAYCRAFT: The colour blind margin of the blind spot and the scotometer. J. of Physiol. **40**, 492 (1910). — EBBECKE: Der farbenblinde und schwachsichtige Saum des blinden Flecks. Pflügers Arch. **185**, 173 (1920).

⁵ FERREE, RAND u. WENTWORTH: The blind spot for achromatic and chromatic stimuli. Amer. J. Ophthalm. **8**, 620 (1925).

die Erkennung der Farben beeinträchtigt und Blau besser erkannt wird als Rot und Grün.

Wenn somit ein völliges Versagen des der Papille entsprechenden Bezirks und ein relatives Versagen einer etwa 1° breiten Randzone festgestellt werden kann, so erhebt sich die seit MARIOTTES Zeiten viel diskutierte Frage, warum doch unter gewöhnlichen Verhältnissen der blinde Fleck unbemerkt bleibt. Vor ihrer Beantwortung ist aber die Tatsache zu berücksichtigen, daß unter anderen Verhältnissen der blinde Fleck sehr wohl merklich wird, und sind die Bedingungen zu untersuchen, unter denen das geschieht.

Entoptische Sichtbarkeit des blinden Flecks.

Unter den gleichen Bedingungen, die im Augenblicksehen bei einfachem Öffnen und Schließen des etwas dunkel adaptierten Auges das Erkennen des Gefäßbaumes gestatten, kommt auch der Ursprungsort der Gefäße als eine matte, unscharf begrenzte Scheibe zum Vorschein, deren Grau ungefähr denselben Helligkeitswert hat wie das der Gefäßschatten, und in deren Bereich gebracht ein äußerer Gegenstand verschwindet. Es ist sogar leichter, diese dunkle Papillenscheibe zu sehen als die Gefäßäste, da sie länger anhält, bevor sie verschwimmt und verschwindet. Beim Aufschlagen des dunkeladaptierten Auges gegen einen schon etwas dämmerigen Abendhimmel kann es 10–20 Sekunden dauern, bis der Eindruck der dunklen Scheibe sich ganz verloren hat. Nach längerer Dunkeladaptation scheint die Fläche dunkler und schärfer begrenzt und hat für manche Beobachter einen etwas helleren Saum, hauptsächlich an der medialen Seite. An der nasalen Seite pflegt die Begrenzung des dunklen Flecks schärfer zu sein als an der temporalen. Wer, nach vorhergehender Orientierung über die Lage des blinden Flecks, die Erscheinung aufzufassen gelernt hat, kann dann auch binokular, beim Aufschlagen beider Augen gegen den Abendhimmel, zwei freilich verwaschenere und weniger dunkle Flecke sehen. Besonders einfach ist die Beobachtung im perpalpebral beleuchteten Gesichtsfelde, wenn das geschlossene Auge einige Zeit bedeckt gehalten war und dann freigegeben wird. Daß bei diascleraler, transpupillärer oder stenopäischer Belichtung die Papillenscheibe zugleich mit den Gefäßästen sichtbar werden kann, bemerken schon PURKINJE und MEISSNER. Wiederholter Wechsel von Hell und Dunkel, durch Lidschlag oder rotierende gefensterte Scheibe, begünstigt unter Umständen die Erscheinung. In allen Fällen ist die gemeinsame Grundbedingung ein plötzlicher Wechsel der Belichtung.

Für diese Beobachtungen liegen eine Reihe von Autorenangaben vor, die neuerdings BRÜCKNER¹ und TSCHERMAK² gesammelt und vervollkommen haben, so von WOINOW³, ZEHENDER⁴, CHARPENTIER⁵, KÖLLNER⁶, WASSENAAR⁷.

Umgekehrt kann der Fleck gelegentlich hell auf dunklem Grunde erscheinen, wie CHARPENTIER, TSCHERMAK, BRÜCKNER schon beschrieben haben. Wenn

¹ BRÜCKNER, A.: Über die Sichtbarkeit des blinden Flecks. Pflügers Arch. **136**, 610 (1910).

² TSCHERMAK, A.: Über Merklichkeit und Unmerklichkeit des blinden Flecks. Erg. Physiol. **34**, 330 (1925).

³ WOINOW: Über das Sehen mit dem blinden Fleck und seiner Umgebung. Graefes Arch. **15**, 155.

⁴ ZEHENDER: Klin. Mbl. Augenheilk. **33**, 112 (1895).

⁵ CHARPENTIER: Visibilité de la tache aveugle. C. r. soc. biol. **126**, 1634 (1898).

⁶ KÖLLNER, H.: Der blinde Fleck im binokularen Sehfelde. Arch. Augenheilk. **71**, 306 (1912).

⁷ WASSENAAR, TH.: Une contribution à l'étude de la tache aveugle. Arch. néerl. Physiol. **3**, 267 (1919).

nämlich der dunkle, anfangs deutlich gesehene Fleck im Laufe einiger Sekunden verschwunden ist und nun das Gesichtsfeld plötzlich verdunkelt wird, sei es durch Schließen und Bedecken des gegen den Abendhimmel gerichteten Auges, sei es durch Lichtausschaltung nach perpalpebraler Belichtung, so tritt an der Stelle des früheren Flecks ein heller Fleck auf, der sich sehr rasch verflüchtigt. Es ist eine typische Nachbilderscheinung.

Auf farbigen Flächen zeigt sich die Scheibe viel undeutlicher und flüchtiger und hat zuweilen einen Anflug von der Gegenfarbe des Grundes. Schon im rötlichen perpalpebral belichteten Gesichtsfeld ist zuweilen eine leichte bläulich-grüne Tönung des Fleckes zu bemerken. Besser noch, wenn ein weißer Hintergrund durch ein rotes oder blaues Glas betrachtet (BRÜCKNER, KÖLLNER) oder wenn eine farbige Fläche plötzlich durch ihre Gegenfarbe abgelöst wird (TSCHERMAK), zeigt der Fleck im ersten Augenblick eine Kontrasttönung. Im letzten Falle kommen Sukzessiv- und Simultankontrast zusammen, um die Erscheinung deutlicher zu machen.

Kontrast- und Nachbildwirkungen spielen auch bei der folgenden einfachen Beobachtung eine Rolle. Wird das perpalpebral belichtete Auge stark einwärts gewandt, so erhellt sich das Gesichtsfeld, wird gelblicher und zeigt einen ziemlich scharfen dunklen Fleck mit blauer oder blaugrüner Tönung. Bei starker Auswärtswendung des Auges taucht unter Verdunklung des Gesichtsfeldes die Scheibe als hellrötlicher Fleck auf. War die Einwärtswendung des Auges längere Zeit beibehalten worden, so daß die anfänglich gesehene dunkle Scheibe durch Ausgleich mit dem Grunde verschwunden war, so genügt schon die Zurückbewegung des Auges in die Ruhelage, um den Fleck hell auf dunklem Grunde aufleuchten zu lassen.

In den genannten Fällen, denen ein Wechsel der Belichtung zugrunde liegt, läßt sich das Sichtbarwerden des blinden Flecks am einfachsten als eine Kontrastwirkung und sein rasches Verschwinden ähnlich wie bei der Gefäßschattenfigur als eine Lokaladaptation verstehen. Dort, wo der Fleck durch forcierte Augenbewegung erzeugt wird, kommt aber noch ein anderes Moment hinzu.

Mechanisch und elektrisch bedingte Erscheinungsweisen.

Findet die Augenbewegung im Dunkeln statt, so leuchtet an der Papillen-gegend ein feuriger Ring (PURKINJE) entoptisch auf, hell und schmal und scharf begrenzt, temporal heller als medial, wo manchmal ein Stück der Kreisperipherie fehlt. Der Ring ist anfangs am größten, verengt sich, während das Auge still steht, konzentrisch und verschwindet, so wie auch die dunkle Scheibe des bewegten Auges im Hellen konzentrisch kleiner wird, wobei wohl erst der kleinste Umfang der Papillengröße entspricht. Wird die starke Augenbewegung mehrmals wiederholt oder zwischen Abduction und Adduction abgewechselt, so schwächt sich der Erfolg ab und bleibt aus; zugleich stellt sich ein unangenehmes Gefühl von Augendruck oder sogar eine leichte Anwandlung von Schwindel und Übelkeit ein.

Einige Verwandtschaft mit dieser Erscheinung, die als Papillenphosphen bezeichnet werden kann, zeigen die Akkommodationsphosphene und Druckphosphene¹.

¹ PURKINJE: 1, 125; 2, 116. — CZERMAK: Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 27, 78. — AUBERT: Physiologie der Netzhaut 1865, 331. — FINKELSTEIN: Über optische Phänomene bei elektrischer Reizung des Schapparates. Arch. f. Psychiatr. 26, 867. — BRÜCKNER: S. 60. Zitiert auf S. 255. — STIGLER, R.: Beiträge zur Kenntnis des Druckphosphens. Pflügers Arch. 115, 248 (1906). — EBBECKE, U.: Ebenda 186, 228 (1921).

Außer den feurigen Ringen beobachtet BRÜCKNER¹ bei heftigen Augenbewegungen an der äußersten Peripherie des Gesichtsfelds helle Halbringe, die ihre konvexe Seite der Gesichtsfeldmitte zukehren und die er mit den Ansatzpunkten der Muskelsehnen in Beziehung setzt. Aber auch ohne äußere Augenbewegungen kommen bei angestrenzter Akkommodation oder bei ihrem plötzlichen Nachlassen, unter Verschiebung von Iris und Ciliarkörper und unter Veränderung des intraokularen Drucks, bei lokalem seitlichen oder allgemeinem, von vorne ausgeübten Druck auf den Augapfel und beim plötzlichen Nachlassen des Drucks Licht- und Schattenerscheinungen in der Papillengegend zustande, die freilich nicht jedem gleich deutlich und, wie es scheint, für myopische Augen am besten zu sehen ist. Besonders bei intermittierendem Druck — leichtes wiederholtes Beklopfen des Augapfels — zeigt sich eine schattige Stelle am blinden Fleck und zentralen Fleck. Die Erscheinung bei lokalem seitlichem Druck, bei dem im Hellen mehr die dunkle Scheibe, im Dunkeln mehr der helle Ring auffällt, wird durch die beistehende Abbildung von HELMHOLTZ veranschaulicht.

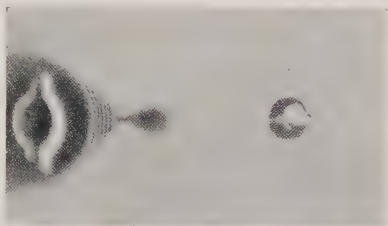


Abb. 104. Druckphosphen mit Makula- und Papillenleck und konzentrischen Druckfalten. (Nach HELMHOLTZ.)

Da bei den durch Augenbewegung, Akkommodation, lokalen oder allgemeinen Druck hervorgebrachten Phosphenen der blinde Fleck wie eine empfindliche Netzhautstelle reagiert, während durch mechanische Reizung der Sehnervenfasern nur eine diffuse Lichterscheinung zustande kommen könnte, so ist zu schließen, daß die noch erregbare Randzone der Papille gereizt wird, womit die wechselnde Größe des Papillenphosphen zusammenhängt. Es fragt sich dann noch, ob als Reiz eine Zerrung des Sehnerven am Netzhautrand wirkt, wie meist angenommen wird, oder vielleicht, was auch für die Entstehung der lokalen Druckphosphen in Betracht kommt, ein Auspressen und Verschieben des Blutes, eine Anämie und Hyperämie bestimmter Netzhautbezirke. Die Schwierigkeit, zu erklären, warum der Reiz bald eine „Erregung“ (Lichtring), bald eine „Lähmung“ (Verdunkelung) bewirkt, führt weitere Annahmen mit sich, die noch zur Diskussion stehen. Zumal der Umstand, daß der Papillerring häufig nur als Halbring und dann sowohl bei Abduction wie Adduction des Auges als temporaler Halbring auftritt, obgleich die Sehnervenzerrung an verschiedenen Stellen wirken müßte, läßt daran denken, daß die Wirkung in den verschiedenen Fällen durch eine Erhöhung des intraokularen Druckes vermittelt wird, wobei durch die anatomischen Verhältnisse, Vertiefungen an Papille und Fovea, Vorsprünge an der Ora serrata, besondere Bedingungen gegeben sind.

Als eine dritte Erscheinungsform der entoptischen Papille ist die durch elektrische Reizung bedingte seit den ersten Zeiten der galvanischen Elektrizität bekannt (RITTER²) und dann von PURKINJE³ und vielen anderen untersucht worden, so von HELMHOLTZ⁴, AUBERT⁵, RUETE⁶, und am ausführlichsten von G. E. MÜLLER⁷, ferner von BRÜCKNER und KIRSCH⁸. Als für uns wichtigstes

¹ BRÜCKNER: Einige subjektive Gesichterscheinungen. Arch. Augenheilk. **64**, 65 (1909).

² RITTER, J.: Neue Versuche und Bemerkungen über den Galvanismus. Gilberts Ann. **7**, 451 (1801).

³ PURKINJE: **1**, 50; **2**, 31. ⁴ HELMHOLTZ: **2**, 14ff.

⁵ AUBERT: S. 345/46. Zitiert auf S. 245.

⁶ RUETE, TH.: Bildliche Darstellung der Krankheiten des menschlichen Auges S. 61. Leipzig 1854.

⁷ MÜLLER, G. E.: Über die galvanischen Gesichtsempfindungen. Z. Psychol. **14**, 328 (1895).

⁸ BRÜCKNER u. KIRSCH: Über den Einfluß des Adaptationszustandes auf die Empfindlichkeit des Auges für galvanische Reizung. Z. Sinnesphysiol. **47**, 46 (1912).

Resultat ergibt sich, daß die entoptische Scheibe jedesmal in Kontrastwirkung zur Umgebung, dunkel auf hellem, oder hell auf dunklem, schwach gelblich auf bläulichem, oder violett auf gelblichem Grunde erscheint, je nachdem es sich um auf- oder absteigenden Strom, Schließungs- oder Öffnungswirkung handelt. Bei dieser Reizart, wo auch die differente Elektrode nur an der Stirn, nicht unmittelbar am Auge selbst angesetzt zu werden braucht und die Reizung an den Schnervenfasern, wahrscheinlich am Opticusstamm, angreift, ist es um so bemerkenswerter, daß auch hier eine entoptische Kontrasterscheinung der Papille sichtbar wird, obgleich die Papille nicht durch eigene, aus ihr stammende Leitungsbahnen vertreten ist. Sowohl ihre Vertretung als der Kontrast kann daher nur in zentraleren Abschnitten der Sehbahn zustande gekommen sein.

Unmerklichkeit des blinden Flecks.

Wenn somit viele Bedingungen vorliegen, unter denen der blinde Fleck bei Belichtungswechsel, Augenbewegungen, Druck und galvanischer Reizung merklich wird, so ist die vorher gestellte Frage, warum er gewöhnlich unmerkbar bleibt, sicherlich nicht mehr mit dem Hinweis zu beantworten, daß eine Stelle, die selbst unempfindlich sei, überhaupt keinen Eindruck, weder im positiven noch im negativen Sinne, auch nicht den Eindruck einer Lücke geben könne. Es zeigt sich im Gegenteil deutlich, daß die Stelle, die in der Retina keine Rezeptoren hat, dennoch in höheren Abschnitten vertreten und sogar mit ganz entsprechenden Raumwerten vertreten ist. Also auch die „Kontraktionstheorie“, welche ein Überspringen der Lücke durch Zusammenlegen der gegenüberliegenden Randelemente annahm, ist ebenso wie die „Nichtexistenztheorie“ widerlegt. Unstreitig gelten die schon von HELMHOLTZ angeführten Gründe, daß im binokularen Sehen die Lücke im einen Gesichtsfeld durch die symmetrische sehende Stelle des anderen Gesichtsfeldes ergänzt wird und auch monokular eine peripher gelegene Unterbrechung die Aufmerksamkeit nicht erregt. Die periphere Lücke ist unaufdringlich und hat kein „Gewicht“ (HERING, TSCHERMAK). Dennoch bleibt zu fragen, warum die Lücke teils, wie es gewöhnlich der Fall ist, ausgefüllt und der Umgebung angeglichen, teils, bei ihrer entoptischen Sichtbarkeit, kontrastiv von der Umgebung abgehoben ist. Für die Gefäßschatten, die auch bald sichtbar, bald unsichtbar sind, wurde nun schon eine ganz ähnliche Frage beantwortet: Wenn im ersten Augenblick Erregungsunterschiede benachbarter Sehbezirke durch Kontrast überbetont und verschärft werden, so werden sie umgekehrt, sobald sie sich nur kurze Zeit unverändert halten, durch Lokaladaptation ausgeglichen und verwischt. Die Überlegung ist auch auf den blinden Fleck anwendbar, nur daß bei ihm der Sehbezirk nicht in der Netzhaut, sondern jenseits der Opticusbahn in Hirnzentren gelegen ist, nicht direkt, sondern nur mittelbar durch Nachbareinflüsse in seinem Erregungszustand modifiziert wird.

So ergibt sich eine Deutung, wie sie auch TSCHERMAK und BRÜCKNER vertreten, und wird die Frage im Prinzip auf die ganz allgemein, im Rückenmark wie in höheren Stationen wirksamen, zentralnervösen Mechanismen der Simultan- und Sukzessivinduktion, der Hemmung und Gegenhemmung zurückgeführt. Hinzu kommt die mehr sekundäre Frage, ob in diesem Sehbezirk die Papille allein oder die Papille mitsamt ihrem umgebenden schwachsichtigen Saum vertreten ist. Jenes scheint bei der elektrischen, dieses bei der Druckreizung der Fall zu sein. Da der Papillensaum selbst schon weniger funktionstüchtig und erregbar ist, wird er gegenüber Nachbareinflüssen leichter unterliegen und seinerseits auf den von ihm umschlossenen Bezirk eine verhältnismäßig schwache Induktion ausüben. Ein solches Verhalten wird den blinden Fleck unscharf

und unsichtbar machen, wie es für das normale Sehen durchaus zweckmäßig erscheint und nur durch künstliche Versuchsanordnung und Aufmerksamkeits-einstellung überwunden wird. Daß erworbene, pathologisch entstandene Skotome ähnlich ausgefüllt und unmerklich werden, hat FUCHS¹ mitgeteilt.

In ein eigenartiges Dilemma wird dieser Kontrast- und Adaptationsmechanismus gebracht, wenn statt einer gleichmäßig belichteten oder gefärbten Fläche ein gemusterter Untergrund die Umgebung des blinden Flecks bildet, der nun nicht mehr ausgefüllt, sondern höchstens noch psychologisch ergänzt werden kann. Zwar wenn die Umrißzeichnung des blinden Flecks mit einem gefärbten Saum umrandet und dann der blinde Fleck passend eingestellt wird, erfolgt eindeutig eine physiologische Ausfüllung (WERNER²). Auch zwei schmale Streifen, die kreuzweis übereinander gelegt sind und auf deren Kreuzungspunkt der blinde Fleck gerichtet wird, erscheinen fortlaufend. Aber schon in der Beurteilung, ob eine lange gerade Linie, welche den blinden Fleck kreuzt, unterbrochen oder fortlaufend gesehen wird, unterscheiden sich zwei Gruppen von Beobachtern und zeigen, daß das zu dem physiologischen Faktor hinzukommende psychologische Moment der Ergänzung von Undeutlichgesehenem bei den einzelnen Personen verschieden entwickelt ist. In eine Art Wettstreit geraten auch die Nachbareinflüsse bei der von BRÜCKNER angegebenen und von TSCHERMAK weitergeführten Versuchsanordnung, bei der der blinde Fleck auf die Grenze eines hellen und dunklen Untergrundes zu liegen kommt und neben der Kontrastwirkung noch das Überwiegen der zur Gesichtsfeldmitte hin gelegenen Hälfte zu sehen ist.

Entoptische Wahrnehmung der Macula.

Wie die Papille, so nimmt die Macula schon histologisch eine Sonderstellung ein, und ihre Sonderstellung zeigt sich bei der Funktionsprüfung, kommt aber auch in entoptischen Erscheinungen zum Ausdruck. Pigmentierung, grubenförmige Vertiefung, Schräglagerung der HENLESchen Fasern, Fehlen der inneren Netzhautschichten und Netzhautgefäße, größere Sehtüchtigkeit im Hellen, geringere im Dunkeln, alle diese Verhältnisse spiegeln sich mit überraschender Deutlichkeit entoptisch wieder für einen Beobachter, der sich mit dieser Art des Sehens vertraut gemacht hat. Dunkel auf hellerem, oder hell auf dunklerem Grunde, als Bild und als Nachbild kommt der zentrale Fleck zum Vorschein, annähernd kreisrund, von ungefähr gleicher Größe wie der blinde Fleck, für viele Beobachter queroval oder rautenförmig mit horizontal größerem Durchmesser, je nach den Bedingungen in wechselnder Größe und wechselnder Schärfe der Begrenzung. Und ähnlich wie beim blinden Fleck sind die Bedingungen, welche die Erscheinung hervortreten lassen: Plötzlicher Belichtungswechsel, Augenblicksehen in Momentbelichtung oder intermittierender Belichtung, stenopäische Belichtung, Augendruck und galvanische Durchströmung. So müssen auch die sich ergebenden Fragen und Erklärungsversuche ähnlich sein wie die in den vorhergehenden Abschnitten³.

Alle die Autoren, die sich eingehender mit den Gefäßschatten beschäftigten, haben entoptische Besonderheiten des zentralen Bezirks oder des Fixierpunktes in der einen oder anderen Form, häufig als Nebenbefund, bemerkt. Die Erscheinung eines mittleren dunklen Flecks beim Aufschlagen der Augen gegen einen dunklen Abendhimmel, bei einer Beleuchtung, wo die ersten Sterne an-

¹ FUCHS, W.: Über die Unsichtbarkeit von Skotomen. Z. Psychol. **86**, 1 (1921).

² WERNER, H.: Unters. über den blinden Fleck. Pflügers Arch. **153**, 475 (1913).

³ Vgl. K. L. SCHAEFER: Über die Kongruenz des psychophysiologischen Verhaltens der unregneten Netzhautgrube in der Dämmerung und des blinden Flecks im Hellen. Pflügers Arch. **160**, 572 (1915).

fangen, sichtbar zu werden, hat, wie HELMHOLTZ angibt, MAXWELL¹ zuerst genauer untersucht. Als gelben Fleck beim ersten morgendlichen Aufschlagen der nachtsüber dunkeladaptierten und bedeckten Augen gegen den helleren Hintergrund der Zimmerdecke hat ihn, wie es scheint EWALD², zuerst gesehen. Von neueren Autoren ist besonders DIMMER³ zu nennen, der die Eigentümlichkeiten des gelben Fleckes histologisch, ophthalmoskopisch und entoptisch eingehend untersucht und gegenüber den GULLSTRANDSchen⁴ Einwendungen das Vorhandensein der gelben Farbe auch im lebenden Auge, durch Ophthalmoskopieren mit hellem Tageslicht statt mit Lampenlicht, sichergestellt hat. Die letzten abschließenden Untersuchungen über das lipochrome Pigment der Macula, seine Lage, Eigenschaften und Absorptionswirkungen hat HOLM⁵ gegeben. Wegen der Flüchtigkeit der entoptischen Maculaerscheinung bewährt sich wieder die Methode des Augenblicksehens, welche die störende Wirkung der sonst unmittelbar darauffolgenden Stadien ausschaltet, und ermöglicht eine systematische Ordnung der verschiedenen Erscheinungsweisen, je nach Belichtungsstärke, Belichtungszeit und allgemeinem Adaptationszustand.

Im Dämmerungssehen am Abendhimmel hebt sich die zentrale Scheibe dunkel, ohne Farbton ab und wird, wenn das Auge etwas länger geöffnet bleibt, sogleich von den Seiten her überflutet. Wird an Stelle der plötzlichen Belichtung die plötzliche Verdunkelung gesetzt, durch kurzdauernden einmaligen oder mit genügenden Pausen wiederholten Lidschluß, so kommt die Scheibe hell als Nachbild zum Vorschein. Ist die allgemeine Helligkeit etwas größer, so daß der Himmel ausgesprochen blau, wenn auch noch matt erscheint, so bekommt der Fleck einen schmutzig-grünlichen Farbton. Bei gewöhnlicher Tages- und Zimmerbeleuchtung ist der dunkle Fleck am besten beim Blick durch eine tiefdunkle Blauscheibe gegen ein weißes Papier zu sehen, hat einen kleinen, fast schwarzen Kernpunkt und ist umgeben von einem recht breiten, sich unscharf nach den Seiten verlierenden helleren Hof, der fast bis an die Papillengegend heranreicht und dem LOEWESchen Ring entspricht. Für manche Beobachter treten konzentrische Ringe von abwechselnd größerer und geringerer Helligkeit auf. Die Erscheinung wird erst deutlich, wenn dem Augenblicksehen einige Zeit Dunkeladaptation vorhergegangen war. Ohne Blauscheibe, bei mittlerer Helladaptation und Zimmerhelligkeit und sehr kurzer Momentbelichtung erscheint der mittlere Fleck, auf die Papierfläche projiziert, nur noch wenig dunkler als seine Umgebung und hat eine ausgesprochene rötlichgelbe, seltener reingelbe Färbung. Bei perpalpebraler Belichtung, wenn das geschlossene und bedeckte Auge kurze Zeit freigegeben wird, tritt der mittlere Fleck im rot aufleuchtenden Gesichtsfeld entweder in einem gesättigteren, etwas dunklerem Rot oder, bei intensiver Belichtung, mit gelblich roter Tönung und heller als der Untergrund hervor. Gegen das Filter einer Krystallviolettlösung gesehen, sieht er rot auf violettem Grunde aus. Endlich bei Momentexposition des mäßig helladaptierten Auges gegen eine helle Fläche, etwa vom Zimmer aus gegen den gleichmäßigen bedeckten Tageshimmel, hebt sich der mittlere Fleck deutlich heller,

¹ MAXWELL: Athenäum 1856, 1093. — MAXWELL: Edinburgh med. J. 4, 337. — MAXWELL: Proceed. Brit. Assoc. 2, 12 (1856).

² EWALD: Zitiert auf S. 243.

³ DIMMER, F.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Macula lutea des Menschen. Wien 1894. — DIMMER, F.: Die Macula lutea der menschlichen Netzhaut und die durch sie bedingten entoptischen Erscheinungen. Arch. Ophthalm. 65, 486 (1907).

⁴ GULLSTRAND: Die Farbe der Macula centralis retinae. Arch. Ophthalm. 62, 1 (1905); 66, 141 (1907).

⁵ HOLM, E.J.: Das gelbe Maculapigment und seine optische Bedeutung. Arch. Ophthalm. 108, 1 (1922).

unter Umständen glänzend weiß von seiner Umgebung ab. Im letzten Falle ist die rasche Wiederholung des Augenblicksehens von Vorteil, wie sie die intermittierende Belichtung bietet, durch Hin- und Herbewegen eines Lichtspaltes dicht vor dem Auge unter passender Abstufung von Spaltbreite und Vibrationsgeschwindigkeit. Zugleich bedeckt sich dabei der Grund mit einem mannigfach variierenden Flimmernmuster, als dessen Mittelpunkt der leuchtende Kern erscheint.

So sind unter wechselnden Bedingungen verschiedene Erscheinungsweisen möglich, die aber alle durch den Funktionszustand und die Pigmentierung verständlich werden. Im Dämmerungssehen ist der mittlere Bezirk bis zu einem gewissen Grade nachtblind. Denn obgleich eine Dunkeladaptation auch für das zentrale Sehen vorhanden ist, bleibt sie doch, schon wegen fehlender Sehpurpuransammlung, für die untersten Beleuchtungsgrade deutlich gegenüber der Umgebung zurück. Kleine Sterne am Nachthimmel oder kleine Leuchtfarbenflecke, wie sie an manchen Uhren oder Kompassen angebracht sind, tauchen parazentral auf und verschwinden zentral, wenn sie fixiert werden. Im Dämmerungssehen ist also ein relativ blinder Fleck in der Gesichtsfeldmitte vorhanden, und für seine entoptische Sichtbarkeit ist die Regel anwendbar, die für den blinden Fleck der Papille festgestellt wurde. Der zwischen zentralem Bezirk und Umgebung bestehende Erregungsunterschied wird im ersten Augenblick durch Kontrast betont und gleich darauf durch Lokaladaptation ausgeglichen, nur daß hier der Ausgleich noch rascher stattfindet. Ferner ist der zentrale Bezirk relativ blaublind, bei alten Individuen mehr als bei jungen, infolge des vorgelagerten gelben Pigments, das durch Absorption wohl vor den kurzwelligen Strahlen schützt. Daher kommt der Fleck gegen blauen Hintergrund am dunkelsten und gegen weißen Hintergrund mit seiner Eigenfarbe zum Vorschein, während der graugrünliche Ton als Mischfarbe zustande kommt. Andererseits ist bei hellem Tagessehen der mittlere Bezirk funktionstüchtiger und besser hell adaptiert als seine Umgebung und tritt, umgekehrt wie beim Dämmerungssehen, als heller Fleck hervor.

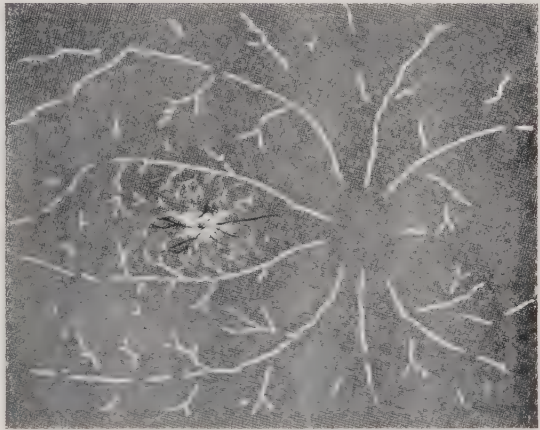


Abb. 105. Druckphosphen (r. Auge). (Nach F. KLEIN.)

Daß auch bei seitlichem Augendruck die Maculagegend zugleich mit dem blinden Fleck als schattige Stelle merklich wird und auch bei galvanischer Reizung zum Vorschein kommt, im sich verdunkelnden Gesichtsfeld dunkler, im sich erhellenden Gesichtsfeld heller als die Umgebung, verstärkt noch die Ähnlichkeit mit den Erscheinungsformen des blinden Fleckes. Für die mechanische Reizung bietet die Grubenbildung besondere Bedingungen, während eine stärkere Anheftung oder eine Zerrung durch den Sehnerven nicht in Frage kommt. In der Wirkung der elektrischen Reizung scheint sich ein stärkeres Ansprechen oder ein stärkeres Vertretensein der macularen Opticusfasern auszudrücken.

Als ein Beispiel für die Mannigfaltigkeit der Einzelheiten, die einem geübten Beobachter entoptisch sichtbar werden, diene obenstehende Abbildung aus

einer Arbeit über Druckbilder der Netzhaut von F. KLEIN¹, auf dessen zahlreiche Beobachtungen besonders hingewiesen sei.

Durch Vergleich der entoptischen Sichtbarkeit von Gefäßschatten, Macula und Papille zeigt sich die gemeinsame zugrunde liegende Regel. Ob nun die Netzhautstellen weniger gereizt werden, weil sie im Schatten liegen, oder wegen ihrer geringeren Dunkeladaptation weniger lichtempfindlich sind, wie die Macula im Dämmerungssehen, oder schließlich überhaupt nicht reizbar sind, wie die Papille, in allen drei Fällen bestehen in den sie vertretenden zentralen Gehirnstationen, die dauernd einen nur in ihrer Höhe wechselnden Erregungszustand behalten (Dauererregung, Eigenlicht), Erregungsunterschiede zu ihrer Umgebung, die aber gewöhnlich durch Adaptation ausgeglichen und nur bei einem plötzlichen Wechsel der Außenbedingungen herausgehoben werden. Das gleiche gilt für die Nachbilder, die durch zentrale Adaptation unsichtbar und durch Belichtungswechsel und Kontrast sichtbar werden².

Gefäßloser Hof.

Wenn bei diascleraler Belichtung der Gefäßbaum auftaucht, so fällt der mittlere Bezirk durch seine Gefäßlosigkeit ohne weiteres auf, zugleich aber gelegentlich durch einen helleren Glanz oder eine etwas andere Färbung, durch eine halbmondförmige, nach der Seite der Lichtquelle gelegene dunkle Umrandung, die als Schatten des Foveaabhangs gedeutet wird, und durch eine zarte Punktierung. Deutlicher wird dieses Muster der in Reihen angeordneten Pünktchen, das mit der Chagrinierung auf manchen Uhrdeckeln vergleichbar ist, bei Betrachtung durch das stenopäische Loch (vgl. Abb. 99, S. 243). Hier kommt auch ein sehr kleiner zentraler Schatten der Foveola zum Vorschein, der sich mit der Bewegung des stenopäischen Loches verschiebt. Der Durchmesser des gefäßlosen Hofes beträgt, auf eine Entfernung von 1 m projiziert, 2—3 cm, was auf Netzhautgröße umgerechnet 0,3—0,45 mm ergibt, ist von etwa gleicher Größe wie die entoptische Macula und stimmt auch mit der histologischen Messung überein, für die KOSTER³ als Durchmesser des gefäßlosen Netzhautabschnittes 0,3—0,5 mm, für den Durchmesser des rein zapfenhaltigen Bezirks 0,8 mm angibt. Was die entoptische Chagrinierung zu bedeuten hat, steht nicht ganz fest. Der Versuch, sie als eine entoptische Sichtbarkeit der Zapfen selbst oder der Zapfenkörner zu deuten, ist wieder aufgegeben, da die Körnelung dazu nicht fein genug ist. BRÜCKNER setzt sie mit dem schrägen, der Limitans externa mehr parallel gerichteten Verlauf der Zapfenfasern in Beziehung, FORTIN⁴ schreibt das Mosaik besonderen von ihm gefundenen glockenförmigen Gebilden zu, die beim Übergang der HENLEschen Fasern zu den äußeren Körnern in sehr regelmäßiger Schicht gelegen sind. Eine eigenartige Veränderung erfährt das entoptische Mosaikmuster, wie HESS⁵ gezeigt hat. 15 Minuten nach Einträufelung einer 2proz. Pilocarpin- oder Eserinlösung, indem unter Herabsetzung der zentralen Sehschärfe die Capillaren unsichtbar werden und die mittlere Chagrinierung dunkler und grobkörniger wird.

HAIDINGERS Polarisationsbüschel.

Auf der besonderen Anordnung der nervösen und bindegewebigen Radiärfasern, die nicht wie sonst senkrecht zur Limitans externa, sondern mehr parallel

¹ KLEIN, FR.; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1910, 531. Vgl. auch Ebenda, 1904, 305, Wesen des Reizes; 1908, 445 Druckphosphen; 1910 (Suppl.), 294 Nachbilder; 1911, 191 Eigenlicht der Netzhaut.

² EBBECKE: Pflügers Archiv 221 (1928).

³ KOSTER, A.: Arch. Ophthalm. 41, 1 (1895).

⁴ FORTIN: Ann. d'Ocul. 162 (1925).

⁵ HESS, C.: Arch. Augenheilk. 86, 89 (1920).

dazu radiär zur Mitte verlaufen, beruht die Erscheinung der HAIDINGERSchen¹ Polarisationsbüschel, die bei Betrachtung einer weißen oder blauen Fläche durch ein NICOLSches Prisma hindurch sichtbar werden und einen der entoptischen Macula entsprechenden Raum einnehmen. Dunklere und hellere Bezirke stoßen mit hyperbelartiger Grenze aneinander, wie beistehende Abbildung andeutet, wobei die dunkleren Abschnitte gelblich, die helleren bläulich erscheinen. Mit der Drehung des NICOLSchen Prismas dreht sich auch die Polarisationsfigur, indem die dunklen Flecke immer die Richtung der Polarisationssebene haben. Manche Beobachter sehen schon mit bloßem Auge im Blau des Himmels mit seinem polarisierten Licht die typische, nach dem Stand der Sonne orientierte Figur. Nach der HELMHOLTZschen² Erklärung pflegen gefärbte doppeltbrechende Körper den ordentlichen und den außerordentlichen Strahl verschieden stark zu absorbieren und verhalten sich die meisten organischen Fasern schwach doppeltbrechend wie einachsige Krystalle mit einer den Fasern parallel gestellten Achse, was in der Tat durch die neuesten Röntgenuntersuchungen bestätigt wird. Wenn nun die schwach doppeltbrechenden gelbgefärbten Fasern den außerordentlichen blauen Strahl stärker absorbieren als den ordentlichen, so muß die Absorption am wirksamsten sein, wo das Licht in der Richtung der Fasern einfällt, wie bei den steil verlaufenden Fasern am Rand und im Zentrum der Grube, und dann dort, wo die Polarisationssebene des einfallenden Lichtes den Fasern parallel gerichtet ist, so daß ein den HAIDINGERSchen Büscheln entsprechendes Bild zustandekommt.

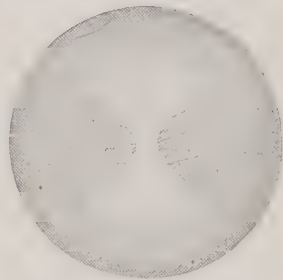


Abb. 106. HAIDINGERS Polarisationsbüschel. (Nach HELMHOLTZ.)

Entoptische Sichtbarkeit der Opticusfasern.

Wie weitgehend dabei auch die Einzelheiten des Faserverlaufs entoptisch bemerkbar werden, zeigt die Differenzierung innerhalb der entoptischen Macula, wie sie beim Blick durch blaues Kobaltglas zuerst EXNER³ beschrieben und abgebildet hat. In der konzentrischen Anordnung dunkler und hellerer Ringe drückt sich eine verschieden starke Absorption aus. Der dunkelste Ring entspricht dem Rand der Fovea, wo die Dicke der Schicht schräg verlaufender Fasern am größten ist, der von ihm eingeschlossene hellere Ring entspricht der raschen Abnahme dieser Faserschicht zum Zentrum hin, wo wiederum ein dunkler Kern entsteht, weil in der Foveola die sich aufrichtenden Fasern, mehr in Richtung der Sehachse liegend, stärker absorbieren. Hierbei zeigen sich je nach Bau und Steilheit von Fovea und Foveola für die einzelnen Beobachter individuelle Abweichungen. Am leichtesten wird die Differenzierung erkannt, wie ich bei Wiederholung solcher Versuche bemerkte, beim Blick gegen den hellen Tageshimmel und Vorhalten einer violetten Gelatinefolie, die elektiv blaues und rotes Licht durchläßt. Innerhalb eines breiten roten Ringes ist dann eine kleine mittlere Scheibe zu sehen, die weniger gefärbt oder durch Kontrast blaugrün gefärbt ist. Bei längerer Betrachtung wird die Macula gleichmäßig rot und verschwindet vom Rand her, um beim Wegziehen des violetten Filters für kurze Zeit als grünes Nachbild mit rötlicher Mitte aufzutauchen.

¹ HAIDINGER, W.: Über das direkte Erkennen des polarisierten Lichtes. Pogg. Ann. 63, 29 (1844); ferner Pogg. Ann. 67, 435; 68, 73 u. 305 (1846); 85, 350 (1850); 93, 318 (1854); 96, 334 (1859).

² HELMHOLTZ: 2, 256—259.

³ EXNER, S.: Über einige neue subjektive Gesichterscheinungen. Pflügers Arch. 1, 375, Taf. VIII, Abb. 1 (1868).

Über den Verlauf der Opticusfasern von der Macula hinüber zur Papille unterrichtet entoptisch eine eigenartige Erscheinung, die im Laufe der Jahrzehnte viermal „wiederentdeckt“ und von den verschiedensten Beobachtern übereinstimmend beschrieben worden ist. Es handelt sich um die elliptischen Lichtstreifen (PURKINJE¹, EXNER², ZEEMANN³, TEN SIETHOFF⁴, CHARPENTIER⁵, TSCHERNING⁶, GERTZ⁷).

Um sie zu sehen, richte man den Blick im Dunkeln gegen einen schmalen kleinen Lichtspalt, der etwa in einem Schirm oder als Blende vor einem Dunkelrohr angebracht ist, senkrecht steht, ungefähr die Größe der Macula hat und am besten rot oder gelb gefärbt ist — PURKINJE benützte einen langen dünnen Streifen von glimmendem Zündschwamm — und fixiere monokular einen etwas temporal vom Lichtspalt gelegenen Punkt. Man sieht dann, nur im ersten Augenblick deutlich und dann mit dem schon so oft erwähnten typischen Abklingen, den Spalt, umgeben von einem Lichthof und von den beiden Enden des Spaltes ausgehend, zwei leuchtende elliptische Streifen „erst breiter, dann dünner werdend, auf- und abwärts und quer nach außen, gleich einem liegenden Hörnerpaar gebogen und mit den äußersten Spitzen nahe an der Eintrittsstelle des Gesichtsnerven sich beinahe berührend. Wie man den Achsenpunkt des Auges aus der Nähe des leuchtenden Bildes mehr gegen den Mittelpunkt des inneren Raumes der Ellipse rückt, so öffnen sich die Hörner derselben und nähern sich der Gestalt des Kreises; wird hingegen das leuchtende Bild bis nahe an den Achsenpunkt gebracht, so treten die Hörner der Ellipse immer näher zusammen, und über ihren inneren Raum wird ein mattes Licht verbreitet“ (PURKINJE). Wird der Spalt selbst fixiert, so sind die Streifen nicht zu sehen; liegt er unmittelbar nach innen vom Fixierpunkt, so leuchtet ein lanzettförmiges Bündel auf, das genau die Verbindungslinie zwischen Macula und Papille herstellt und die Achse der sonst elliptischen oder birnförmigen, von den beiden Streifen eingeschlossenen Fläche bildet. Beim Hinaufrücken des Spaltes wird der obere, beim Hinabrücken der untere Streifen sichtbarer. Die Streifen und auch der Lichthof erscheinen in matt lichtbläulichem Schimmer, mit dem bläulichen Ton, der für Mondscheinbeleuchtung, Geistererscheinungen und viele subjektive Lichterscheinungen typisch ist, und es ist wichtig, daß ihre Farbe unabhängig ist von der Farbe des Lichtspaltes selbst, also dem Eigenlicht angehört.

Während PURKINJE noch nicht entscheiden konnte, welche organische Bildung im Innern des Auges der Erscheinung entspricht, fiel EXNER, dessen Befunde freilich den späteren Untersuchungen unbekannt geblieben sind, sogleich die Ähnlichkeit mit dem bogenförmigen Verlauf der Opticusfasern auf, mit dem Maculabündel und den für die jenseits gelegenen Teile immer mehr auseinandergebogenen, das Zentrum des deutlichen Sehens umfassenden Kreisen, was sich durch Messung der scheinbaren Entfernungen bestätigte. „Es zeichnet sich also der Verlauf der in Erregung versetzten Opticusfasern auf der Netzhaut in ihrem subjektiven Lichte auf, oder mit anderen Worten, auf der Strecke, auf welcher die erregten Fasern vom Opticeintritt zum Ort des Bildes hinverlaufen, sind die empfindenden Netzhautelemente oder die zu ihnen führenden

¹ PURKINJE: 2, 74—78, Abb. 23—25.

² EXNER: S. 392—394.

³ ZEEMANN, F.: Über eine subjektive Erscheinung im Auge. Z. Psychol. 6, 233 (1894).

⁴ TEN SIETHOFF: Z. Psychol. 14, 375 (1899).

⁵ CHARPENTIER: Quelques phénomènes entoptiques. Arch. d'Ophthalm. 7, 209.

⁶ TSCHERNING: Klin. Mbl. Augenheilk. 36, 223 (1898).

⁷ GERTZ, H.: Autoptische Wahrnehmung der Sehtätigkeit der Netzhaut. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) 19, 381 (1907).

Nervenfasern ebenfalls in Erregung.“ Und zwar betrifft die sekundäre Erregung alle jene Netzhautstellen, „deren Opticusfasern bis zu ihrem Eintritt in die Papilla nervi optici in nächster Nähe der direkt erregten Opticusfasern verlaufen; so jene der Umgebung des reizenden Netzhautbildes, welche den Lichthof bilden, und jene, welche zu den empfindenden Elementen, die an der Stelle der Bogen selbst liegen, hinziehen“ (EXNER). Es ist darum nicht nötig, wie später GERTZ tut, eine sekundäre Erregung der Sehzellenschicht selbst anzunehmen oder ein „Neuroaktionsphosphen“ von einem „Retinaktionsphosphen“ zu trennen. Wohl aber ist die Erklärung recht wahrscheinlich, die GERTZ für die von EXNER noch zweifelhaft gelassene Art der Wechselwirkung zwischen den Opticusfasern ausgesprochen hat. Es ist zu vermuten, daß es die elektrischen Aktionsströme sind, welche die Miterregung vermitteln, und es ist eigenartig genug, daß eine solche elektrisch bedingte Miterregung so deutlich zu sehen ist.

Aufleuchtende Pünktchen.

Helle kleinste Pünktchen im dunkeln Gesichtsfeld bei geschlossenen und bedeckten Augen, hier und dort auftauchend, in unregelmäßigem Abstand, bald dichter, scheinbar zu einem Muster zusammentretend, bald in größerer Entfernung voneinander, die helleren größer, die weniger hellen kleiner, sowohl zentral wie peripher sichtbar, sind, auch wieder seit PURKINJE¹, von verschiedenen Autoren beschrieben² und sind wohl von den Erscheinungen des Lichtchaos die regelmäßigste. Vorbedingung ist eine vorhergehende Dunkeladaptation, die, je länger sie gedauert hatte, um so deutlicher und anhaltender die Erscheinung hervortreten läßt, so daß sie mitten in der Nacht oder morgens nach dem Erwachen im dunklen Zimmer am besten zu sehen ist. Die Pünktchen werden gleichsam angezündet durch eine mäßige kurzdauernde Belichtung und erschienen entweder schon während dieser Belichtung (PURKINJE), wenn die Lichtstärke nur sehr gering ist, oder in der Regel erst nach wiedererfolgter Verdunklung, wonach sie 1–2 Minuten ihr Spiel treiben. Denn jedes einzelne Pünktchen hält sich nur 1–2 Sekunden und verschwindet dann wieder, für manche aber nicht alle Beobachter unter Hinterlassung eines kurzdauernden dunklen Nachbildes. Hatte die Dunkeladaptation nur wenige Minuten gedauert, so beschränkt sich das Aufspringen der Pünktchen auf das zentrale und parazentrale Gesichtsfeld (HESS), während es nach langdauernder Adaptation über das ganze Gesichtsfeld ausgebreitet ist. Ihr Licht ist farblos, nur LOHMANN berichtet von gelben, grünblauen und purpurnen Pünktchen. Daß sie einem äußeren Lichtreiz den Anstoß verdanken, unterscheidet sie von den Erscheinungen des Eigenlichts und kennzeichnet sie als eine Art Nacherregung, wobei das pünktchenförmige Auftreten an eine Nachreaktion der Stäbchen und Zapfen selbst denken läßt. Es kämen hiernach die Receptoren selbst zur entoptischen Wahrnehmung. Nur ZEHENDER vermutet eine Reizung durch die in Bewegung geratenen Fuscinkörner des Pigmentepithels.

Vielleicht ebenfalls als eine wechselnde isolierte Reaktion einzelner Receptoren ist das Aufleuchten von Pünktchen zu deuten, das durch stärkeren Druck auf das verdunkelte Auge erzeugt werden kann. Doch sind hier die Pünktchen denen, die sie sehen, meist glänzend gefärbt, am häufigsten blau, können sehr

¹ PURKINJE: **1**, 67.

² HESS, C.: Über einen eigenartigen Erregungsvorgang im Sehorgan. Graefes Arch. **58**, 429 (1904). — LOHMANN, W.: Über eine interessante subjektive Gesichtsempfindung. Z. Psychol. **41**, 2, 395. — ZEHENDER, W. v.: Die helleuchtenden springenden Punkte. Klin. Mbl. Augenheilk. **33**, 73 (1895). — BRÜCKNER, A.: Zur Kenntnis einiger subjektiver Gesichtserscheinungen. Arch. Augenheilk. **64**, 54 (1909).

zahlreich sein und wechseln viel rascher, so daß sie, nach der unwillkürlichen Deutung, die die Auffassung zwei neben- und nacheinander auftauchender Punkte gibt, von einer Stelle zur anderen zu springen und sich zu bewegen scheinen und die buntesten, kaleidoskopartig wechselnden Muster zusammensetzen können. Zumal bei den starken individuellen Variationen ist eine Beschreibung im einzelnen kaum möglich, da hier der ordnende Verstand oder die formgebende Phantasie bei der Auffassung der wechselnden Muster wesentlich mitbeteiligt ist. So ist es einerseits möglich, radiäre, kreisförmige und spirallige, schachbrett- oder rosettenartige Muster zu erkennen oder hineinzusehen, denen PURKINJE eine ausführliche Beschreibung gewidmet hat und die bei den verschiedensten Beobachtern das Gemeinsame haben, daß als ihr Kernpunkt immer der Fixierpunkt erscheint, oder es ist möglich, mehr die Bewegung als solche zu beachten und das ganze Gesichtsfeld als ein wühlendes Durcheinander sich durchkreuzender Strömungen zu sehen, wobei die Strömungen in der Mitte des Gesichtsfeldes am lebhaftesten sind und für den daran Gewohnten einige Regelmäßigkeit zeigen. Von hier aus rechtfertigt sich die Vermutung, daß das, was VIERORDT¹ und sein Schüler LAIBLIN² seinerzeit gesehen und als Strömung der Choriocapillaris gedeutet haben und was späteren Beobachtern zu sehen nicht gelungen ist, in Wirklichkeit auf diese Strömungen des flimmernden Gesichtsfeldes zurückgeht. Hierauf deuten auch die beiden Methoden, mit denen jene Autoren sich das Strömungsbild erzeugten, allgemeiner längerdauernder Augendruck oder Hinstarren auf eine helle Fläche unter Hinundherbewegen der gespreizten Finger, also bei intermittierender Belichtung. Denn auch das plötzliche rasch wiederholte Wechseln von Hell und Dunkel, das dem Auge eine recht ungewohnte, zunächst als unangenehm und lästig empfundene Tätigkeit zumutet, läßt bei geeigneter Lichtstärke und Flimmerfrequenz ein mit blendend greller Lebhaftigkeit individuell variierendes buntes Flimmern mit Mustern und Strömungen entstehen. Im einen Fall ist es der mechanische Reiz des erhöhten Augendrucks und die zugleich eintretende Anämie des Augenhintergrundes, welche Reizerscheinungen analog dem Ameisenlaufen und Nervenschwirren bei Nervendruck oder vergleichbar den Erstickungskrämpfen hervorruft. Im anderen Fall ist es der örtlich und zeitlich die Netzhautelemente in verschiedenster Weise treffende Lichtreiz, der ein Durcheinander von Wirkungen und Nachwirkungen in allen Phasen des farbigen Abklingens kombiniert. Ein unregelmäßiges schnelles Strömen ist, worauf NAGEL³ hingewiesen hat, auch dann zu sehen, wenn bei verbundenem einem und sehendem anderem Auge nach längerer Zeit gelegentlich im binokularen Wettstreit kurzdauernd das dunkle Gesichtsfeld zum Vorschein kommt. Hierbei bleibt das foveale Gebiet nicht frei. Der Versuch gelingt am besten solchen Beobachtern, die mit rechtem und linkem Auge verschieden gut sehen und das sehtüchtigere Auge verbunden hatten. Es scheint, daß unter diesen Bedingungen das Eigenlicht des verdunkelten Auges lebhafter ist als bei beiderseitiger Verdunkelung.

Eigenlicht der Netzhaut.

Das im völligen Dunkel beobachtete Gesichtsfeld zeigt mit seinem „Eigenlicht“ und Lichtchaos an, daß auch ohne äußeren Reiz die Tätigkeit der Sehsubstanz keineswegs ganz aufhört, sondern, hier und dort aufflackern, ein mittleres Grau erzeugt, das von einer Schwarzempfindung noch weit entfernt ist. Es ist schwierig,

¹ VIERORDT: Zitiert auf S. 247.

² LAIBLIN: Zitiert auf S. 247.

³ NAGEL, W.: Anm. in HELMHOLTZ 2, 9.

die individuell variierenden, scheinbar regellosen Erscheinungen, die PURKINJE mit dem Brennen eines in dünner Schicht über Glas geschütteten Weingeistes vergleicht, mit ihren wandelnden Lichtstreifen und Flecken und wallendem Nebel zu beschreiben, und es ist ebenso schwierig, zu entscheiden, was von ihnen retinalen und was zentralen Ursprungs ist. Eine Verwandtschaft haben die ins Krankhafte gehenden Flimmerskotome. Da durch Augendruck und heftige Augenbewegungen das Eigenlicht noch lange Zeit, nachdem die ersten, ausgesprochenen Nachwirkungen vorüber sind, verstärkt bleibt, ist eine retinale Komponente sicherlich vorhanden. Zuweilen gehen Lichtwellen oder Flimmerskotome von der Gegend des blinden Fleckes aus, noch häufiger sind konzentrische, abwechselnd gegenfarbige Kreise, die entweder aus dem Blickpunkt herauszuquellen oder in ihn verschlungen zu werden scheinen. Allgemein verhalten sich „spontan“ leuchtende Gesichtsfeldstellen darin wie Nachbilder, daß sie, positiv im Dunkeln, bei Belichtung ins Negative umschlagen.

Wie dann die unbestimmten Lichterscheinungen das Rohmaterial abgeben, das traumhaft oder delirant phantastisch ausgedeutet und verwertet wird, wie als Sinnestäuschungen höherer Ordnung psychische Nachbilder, Sinnengedächtnisbilder, eidetische Bilder, illusionäre oder halluzinatorische Visionen weiteren Aufschluß geben über das Eigenleben des Sehsinnes in seinen zentralen Stationen, dies zu verfolgen hat zuweilen auch Physiologen seit den Zeiten, als JOH. MÜLLER die phantastischen Gesichterscheinungen untersuchte, gereizt, kann aber hier nicht unsere Aufgabe sein.

Wenn im Vorhergehenden gezeigt wurde, wieviel von den Strukturen der Netzhaut entoptisch sichtbar werden kann, wenn Gefäße, Papille, Macula sich bis in feine Einzelheiten entoptisch verfolgen ließen und noch manche Erscheinungen außer acht gelassen wurden, weil sie zur Zeit noch zu individuell, zu unverständlich oder zu ungenau beobachtet sind, so wird durch die Sichtbarkeit jener Strukturen immer wieder bestätigt, daß der Rezeptorenapparat hinter den schattenwerfenden, absorbierenden, reflektierenden oder doppelbrechenden Körpern im Sehepithel zu suchen ist. Für die entoptische Sichtbarkeit von Strukturen der Chorioidea oder des Pigmentepithels fanden sich keine genügend zuverlässigen Anhaltspunkte. Über die Art und Weise, wie die Stäbchen und Zapfen die ihnen zugeschickten Strahlen verarbeiten, dioptrisch oder katoptrisch wirkend, wie die durch Lichtenergie angeregten Moleküle und herausgeschleuderten Elektronen auf dem Wege über photochemische Zersetzung die Nervenenerregung auslösen, die dann erst weitergeleitet werden kann, darüber geben auch die entoptischen Erscheinungen keine Auskunft. Andererseits weisen aber die entoptischen Erscheinungen über das erste Glied der vielgliedrigen optischen Neuronenkette hinaus, indem sie die zentraler bedingten Mechanismen von Kontrast und Adaptation immer wieder wirksam zeigten. Wenn es durch die auf MARIOTTE und PURKINJE zurückgehenden Untersuchungen vieler Beobachter gelungen ist, den Ort der ersten Reizwirkung des Lichts festzulegen, so liegt freilich die viel schwerere Aufgabe noch in der Zukunft, auch für die weiteren, histologisch differenzierten Glieder der Neuronenkette ihre Einzelfunktion ausfindig zu machen.

Die objektiven Veränderungen der Netzhaut bei Belichtung.

Von

R. DITLER

Marburg.

Mit 7 Abbildungen.

Die Netzhaut erfährt unter der Einwirkung des Lichtes eine Reihe objektiv nachweisbarer Veränderungen, durch die es im allgemeinen möglich wird, die vor der Herstellung des Präparates belichtete gewesene Netzhaut („Hellnetzhaut“) von jener eines dunkelgehaltenen Tieres („Dunkelnetzhaut“) zu unterscheiden. Die mannigfach verschiedenen Äußerungsformen der Lichtwirkung, die hier zur Beobachtung kommen, ordnet man zum Zwecke der Darstellung am einfachsten wohl so in 4 Gruppen ein, daß man die *Methoden ihres Nachweises* als bestimmend zugrunde legt. In die *erste* Gruppe wären dann diejenigen Netzhautveränderungen zu rechnen, die unmittelbar auf chemischem Wege nachweisbar sind, wie die Änderung der *chemischen Reaktion* der Gesamtnetzhaut und die Verschiedenheit der Färbbarkeit einzelner ihrer Elemente im histologischen Färbeverfahren. Die *zweite* Gruppe hätte die im mikroskopischen Präparat erkennbaren Form- und Lageänderungen gewisser Strukturelemente der Netzhaut, die sog. *retinomotorischen* Erscheinungen, zu umfassen. Den photochemischen Veränderungen im weiteren Sinne wären in der *dritten* Gruppe die Vorgänge der *Bleichung* der retinalen Farbstoffe (Sehpurpur, Sehgelb) anzureihen, deren qualitative und quantitative Analyse die Verwendung spektrometrischer Methoden erfordert. Für die *vierte* Gruppe endlich verblieben die als Ausdruck gewisser durch das Licht ausgelöster Tätigkeitsvorgänge zu bewertenden, nach Art der Aktionsströme am Auge nachweisbaren *elektromotorischen* Wirkungen¹. Es braucht kaum besonders betont zu werden, daß diese Art der Gruppierung etwas Äußerliches hat und darum in mancher Beziehung nicht voll befriedigt: *ursächlich* hängen die den einzelnen Gruppen zugewiesenen Äußerungsformen der Lichtwirkung (dies ist schon auf Grund unserer jetzigen Kenntnisse zu sagen) sicher mannigfach eng miteinander zusammen. Denn wenn z. B. für die Zapfenkontraktion nachgewiesen werden konnte, daß sie unter dem Einflusse chemischer Produkte der Lichtwirkung ebenso prompt und vollkommen eintritt wie durch die Belichtung selbst, so wird die Annahme einer Beziehung dieses Vorganges zu den nachweisbaren chemischen Änderungen der Netzhaut, insbesondere vielleicht auch zum Vorgang der Purpurbleichung, zum mindesten sehr nahegelegt. Auf der anderen Seite aber sind die Brücken zwischen den einzelnen Formen der objektiven Lichtwirkung an der Netzhaut bisher nicht erschöpfend genug erkannt und sichergestellt, als daß an eine Behandlung des Stoffes von ganz ein-

¹ Hierzu siehe den besonderen Artikel von A. KOHLRAUSCH in Bd. 12, 2. Hälfte.

heitlichen (ursächlichen) Gesichtspunkten aus gedacht werden könnte. Es wird also vorerst noch an einer Gliederung nach den methodischen Merkmalen festzuhalten sein. Außerdem sei gleich bemerkt, daß die objektiven Veränderungen der Netzhaut bei der Belichtung mit den bei Beleuchtungswechsel *subjektiv* erkennbaren Änderungen in der Funktionsweise des Sehorganes bisher nur in ganz beschränktem Maße in Beziehung gesetzt und in diesem Sinne ausgedeutet werden können. Gerade in dieser Hinsicht klappt eine noch unüberbrückbare Lücke.

I. Die nachweisbaren chemischen Änderungen der Netzhaut.

Zusammenfassende Darstellungen

mit Nachweis der gesamten älteren Literatur.

KÜHNE, W.: Chemische Vorgänge in der Netzhaut. *Hermanns Handb. d. Physiol.* **3** (1), 235 (1879). — KÜHNE, W.: Zur Photochemie der Netzhaut usw. *Unters. a. d. physiol. Inst. zu Heidelberg* **1** (1878). — GARTEN, S.: Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. v. Graefe-Saemischs *Handb. d. ges. Augenheilk.* **3** Kap. 12, Anhang, 208 (1907).

1. Änderung der chemischen Reaktion der Gesamtnetzhaut.

Die Feststellung einer Änderung der chemischen Reaktion der Netzhaut wurde zuerst von KÜHNE mit Lackmus als Indicator versucht. Er konnte weder an ganzen Netzhäuten noch an dem durch Zerquetschen in Achatschälchen hergestellten Netzhautbrei unter dem Einflusse des Lichtes eine Veränderung der *alkalischen* Reaktion nachweisen. CHODIN prüfte auf mit Lackmustinktur getränkten Gipsplättchen Netzhäute von Hell- und Dunkelaugen ebenfalls ohne sicheren Erfolg. Weiterhin fand CAHN an frischen Netzhäuten von Schlachttieren gewöhnlich alkalische Reaktion, obgleich die Augen der Tiere vor Lichteinfall nicht besonders geschützt worden waren.

Diesen hinsichtlich einer Säuerung der tätigen Netzhaut negativen Ergebnissen stehen die Angaben von ANGELUCCI¹ gegenüber, der die chemische Reaktion der Netzhaut im Dunkeln alkalisch, nach Belichtung sauer fand. LODATO², der als Indicator als erster das säureempfindlichere Phenolphthalein verwendete, konnte die Angabe ANGELUCCIS bestätigen, indem er titrimetrisch feststellte, daß die Dunkelnetzhaut regelmäßig weniger Alkali bis zur Rotfärbung des Indicators brauchte als die belichtete. Außer bei Lichtwirkung (als besonders wirksam erwies sich *kurzwelliges* Licht) wurde die Säurebildung in der Netzhaut durch Einwirkung hoher Temperaturen, durch Strychnininjektion, Faradisierung des Auges im Dunkeln erzielt, während Cocain die Säuerung verhinderte bzw. verlangsamte. MAGGIO³ will bei Lichtreizung nur eines Auges auch im Auge der Gegenseite, allerdings verlangsamt, eine Säurebildung beobachtet, RE⁴ durch elektrische Reizung der optischen Zentren eine Säuerung der Netzhaut erhalten haben. ROCHAT⁵ konnte weder die letzterwähnten Befunde bestätigen noch überhaupt einen Reaktionsunterschied zwischen Hell- und Dunkelnetzhäuten feststellen.

Daß die Angaben ANGELUCCIS tatsächlich zu recht bestehen, wurde mit verbesserter Methodik zuerst von DITTLER⁶ gezeigt. Er konnte nachweisen, daß

¹ ANGELUCCI, A.: *Physiol. général de l'oeil. Extrait de l'encyclopédie française d'Ophthalm.* **2**, 106 (1905).

² LODATO, G.: Les changements de la rétine sous l'influence de la lumière, des couleurs et d'autres agents physiques et chimiques. *Arch. di Ottalmol.*, **7**, 335 (1891) (Ref. im *Arch. d'Ophthalm.*).

³ MAGGIO, G.: Sulla modificazione chimice riflesse da una retina al altra. *Arch. di Ottalm.* **9**, 382 (1902).

⁴ RE, Fr.: Sulle modificazione fisiche e chimiche della retina per l'eccitazione elettrica dell'encefalo, mesencephalo e chiasma. *Arch. di Ottalm.* **12**, 154 (1904).

⁵ ROCHAT, G. F.: Über die chemische Reaktion der Netzhaut. *Arch. f. Ophthalm.* **59**, 171 (1904).

⁶ DITTLER, R.: Die chemische Reaktion der isolierten Froschnetzhaut. *Pflügers Arch.* **120**, 44 (1907).

unter dem Einfluß des Lichtes von der (unter möglichster Vermeidung mechanischer Schädigungen) isolierten Froschnetzhaut Stoffe an die Umgebungsflüssigkeit abgegeben werden, die eine schwach alkalische Phenolphthaleinlösung zu entfärben vermögen. Der Beziehungen dieser sauren Produkte zur Auslösung der Zapfenkontraktion wird weiter unten (s. S. 275f.) gedacht werden. Als Indicatorflüssigkeit dienten hier ganz geringe Mengen des MOLESCHOTTschen Reagens, das auf 500,0 destillierten Wassers 0,06 KOH und 0,016 Phenolphthalein enthält. Der Unterschied zwischen Hell- und Dunkelnetzhaut erwies sich insofern lediglich als ein gradueller, als auch die dunkelgehaltene Netzhaut im Zustand des Überlebens allmählich so viel saure Produkte bildet, daß schließlich eine Entfärbung der Suspensionsflüssigkeit eintritt, doch sind die zeitlichen Unterschiede bei der belichteten und der unbelichteten Netzhaut so bedeutend, daß sie zweifellos beweisend sind.

Diese Befunde wurden von LANGE und SIMON¹ neuerdings voll bestätigt und in verschiedener Richtung weiter ausgebaut. So konnte festgestellt werden, daß die vom retinalen Pigmentepithel befreite isolierte Netzhaut des Frosches und des Karpfens die Säuerung bei Lichtwirkung nur *einmal* zeigt, während die im Zusammenhang mit dem retinalen Pigment belassene Netzhaut auch außerhalb des Auges einer Regeneration in dem Sinne fähig ist, daß sie, selbst wenn sie bis zu vollständiger Ausbleichung belichtet worden war, nach einer angemessenen Erholungspause den Säuerungseffekt deutlich auch ein zweites Mal erkennen läßt. Dieses Verhalten, das an die Abhängigkeit der Sehpurpuregeneration vom Pigmentepithel erinnert, wird von LANGE und SIMON geradezu auf eine Beteiligung der Bleichungsprodukte des Sehpurpurs beim Auftreten der sauren Reaktion bezogen. Das isolierte Pigmentepithel selbst erwies sich auch bei langdauernder, kräftiger Belichtung in dieser Hinsicht als gänzlich inaktiv.

Sehr wesentlich ist die weitere Feststellung von LANGE und SIMON, daß es sich bei der von der Netzhaut gebildeten Säure um anorganische H_3PO_4 handelt, die unter der Wirkung des Lichtes aus organischer Bindung frei gemacht wird und ihren Mengenverhältnissen nach nephelometrisch bestimmt werden konnte. Auch gelang der unmittelbare Nachweis einer in verdünnter wässriger Salzsäure löslichen organischen Substanz in der Netzhaut, welche bei 45° in Natriumcarbonatlösung mit großer Geschwindigkeit anorganische Phosphorsäure abspaltet. Durch diese Tatsachen wird der Chemismus der tätigen Netzhaut zu jenem des Skelettmuskels in direkte Analogie gebracht. Freilich ist das „Acidogen“ der Netzhaut, welches keineswegs der gebildeten H_3PO_4 äquivalente Mengen, sondern höchstens Spuren von Milchsäure zu liefern vermag, von dem Lactacidogen des Muskels allem Anschein nach verschieden. Die Kette der bei Belichtung in der Netzhaut ablaufenden Prozesse stellen die genannten Autoren sich so vor, daß durch den Lichtreiz eine lichtempfindliche Substanz in den Außengliedern (bei den Stäbchen wohl der Sehpurpur) verändert wird und daß diese Veränderung ihrerseits irgendwie eine Spaltung des Acidogens unter Freiwerden anorganischer Phosphorsäure herbeiführt, welche letztere wiederum eine plötzliche Steigerung der Durchlässigkeit vorher beschränkt permeabler Grenzschichten des Sepepithels erzeugt und den vermehrten Austritt der Phosphorsäure aus der Netzhaut ermöglicht.

Den Feststellungen über die Säurebildung in der belichteten Netzhaut sei kurz die Bemerkung angefügt, daß auch das *Oxydationsvermögen* der Hell- und der Dunkelnetzhaut verschieden gefunden wurde. Diese Verschiedenheit geht nach den Beobachtungen von

¹ LANGE, H., u. M. SIMON: Phosphorsäureausscheidung der Netzhaut bei Belichtung. Z. f. physiol. Chem. **120**, 1 (1922).

LODATO¹, die von GUGLIANETTI², SAVARINO³ und JOLINEA⁴ bestätigt und erweitert wurden, der Änderung der chemischen Gesamtreaktion parallel, und zwar ist in der belichteten Netzhaut das Oxydationsvermögen viel höher als in der dunkel gehaltenen. Nach GUGLIANETTI wirkt vor allem das Licht aus der Gegend der Linie *G* stark fördernd auf das Oxydationsvermögen.

2. Färbbarkeitsänderungen.

Der verschiedenen Färbbarkeit der hell- und der dunkelgehaltenen Netzhaut, wie sie am fixierten Präparat bei Prüfung mit den histologischen Färbemitteln gefunden wird, liegen natürlich ebenfalls bestimmte, bisher aber nicht näher definierbare chemische Unterschiede zugrunde. Bezeichnenderweise finden sich diese histologisch nachweisbaren Änderungen auf ganz bestimmte, eng umschriebene Stellen der Netzhautelemente beschränkt, und zwar liegen Beobachtungen an einzelnen Teilen des Sehepithels, an der äußeren und der inneren Körnerschicht sowie an der Ganglienzellschicht der Netzhaut vor. Zum Teil gehen die Veränderungen mit dem Schwund gewisser Strukturen innerhalb des Zellkörpers einher und weisen auf Substanzverluste hin. Die scharfe lokale Begrenzung könnte auf einer besonderen Empfindlichkeit der fraglichen Zellteile gegenüber gewissen Strahlungen beruhen und eine *Lichtschädigung* bedeuten; sie könnte aber auch das Zeichen eines besonders gesteigerten Materialverbrauches infolge starker funktioneller Beanspruchung sein und, wenigstens mit ihren Anfängen, innerhalb der Grenzen des Physiologischen liegen. Die allgemeine Biologie hat Zusammenhänge von beiderlei Art kennengelehrt: man denke einerseits an die zerstörende Wirkung ganz kurzweiliger Strahlungen, andererseits etwa an den Chromatinschwund in Nerven- und Muskelzellkernen bei starker physiologischer Betätigung.

Die zur Frage der Färbbarkeitsänderungen bis jetzt vorliegenden Erfahrungen stellen kein geschlossenes Material dar. Es handelt sich um eine Summe von Einzelbeobachtungen, die zum großen Teil an niederen Tieren gewonnen sind; nur wenige stammen von Säugetieren, und auch bei diesen bleibt es vorerst fraglich, inwieweit sie auf die Verhältnisse der menschlichen Netzhaut übertragen werden können. Für weitgehende Schlüsse sind die Angaben der Autoren noch zu widerspruchsvoll und auf zu wenig breiter Basis aufgebaut.

Am Sehepithel ist es der als Ellipsoid bezeichnete Teil des Zapfeninnengliedes, an dem zuerst BIRNBACHER⁵ gewisse Unterschiede im tinktoriellen Verhalten zwischen Hell- und Dunkelnetzhaut feststellen konnte. Er experimentierte an Salamandern, Fröschen und vor allem an Fischen (*Perca fluviat.*). Die Netzhäute waren in 2,5proz. HNO₃-Lösung fixiert worden und zeigten bei Dunkeltieren für *saure* Farbstoffe (Fuchsin, Eosin, Aurantia) eine deutlich intensivere Färbbarkeit als bei Helltieren. Nach BIONDI-HEIDENHAIN ergaben sich auch *Farbtondifferenzen*, indem die Zapfen des Hellauges sich grün, die des Dunkel- auges gelb färbten. Diese Resultate sind mehrfach bestritten (siehe z. B. bei PERGENS⁶), fanden aber andererseits durch GARTEN eine Bestätigung. Weiterhin

¹ LODATO, G.: Ricerche sul potere ossidante dei tessuti etc., Rendiconti riassuntivo del XVIII. Congr. dell'Assoz. ottalm. ital. **1905**, 175. — Siehe auch F. RÖHMANN u. W. SPITZER: Über Oxydationswirkungen tierischer Gewebe. Ber. dtsch. chem. Ges. **28**, 567 (1895).

² GUGLIANETTI, L.: Sulle modificazioni del potere ossidante della retina etc. Arch. Ottalm. **17** (1910) und Über die Modifikation des Oxydationsvermögens usw. XI. Int. Kongr. f. Augenheilk., s. Arch. f. Augenheilk. **64**, 114 (1910).

³ SAVARINO, A.: Die Änderung des Oxydationsvermögens in den Netzhäuten ohne Sehpurpur. Arch. di Ottalm. **17** (1910).

⁴ JOLINEA, G.: Les modifications du pouvoir oxydant etc. Arch. di Ottalm. **18**, H. 1 (1911) und Arch. d'Ophtalm. **31**, H. 10 (1911).

⁵ BIRNBACHER, L.: Über eine Farbenreaktion der belichteten und unbelichteten Netzhaut. Graefes Arch. **40**, 5 (1894).

⁶ PERGENS, H.: Action de la lumière sur la rétine. Trav. de l'inst. Solvay **1**, I u. 2 (1896).

konnte von PERLET¹ an der Taubennetzhaut gezeigt werden, daß sich mit Thionin oder Methylenblau im Sehepithel eine Anhäufung *basophiler* Substanz färben läßt, die im Hellauge an der Grenze zwischen Stäbchen- und Zapfenaußen- und -innenglied liegt, während sie im Dunkelauge in dem der Membr. limit. ext. direkt benachbart liegenden Teil des Innengliedes gefunden wird.

Ausgesprochene Färbbarkeitsunterschiede zwischen Hell- und Dunkelnetz- haut sind an der *Chromatinsubstanz* der äußeren Körner nachgewiesen worden. In den meisten Fällen gehen gewisse Volum- und Formänderungen der Kerne mit dieser Veränderung Hand in Hand (CZERNY, GRADENIGO, ANGELUCCI, PERGENS², CHIARINI). Die Körner erscheinen in der Hellnetzhaut kleiner und

meist länglich oval. Die verschiedene Färbbarkeit beruht nach den Befunden der Autoren zum Teil auf einer anderen Verteilung des Chromatins innerhalb der Körner, vor allem aber wohl auf einem *Verlust* an Chromatinsub- stanz. Einschlägige Feststellun- gen wurden sowohl an Frosch- und Fischnetzhäuten (PERGENS SGROSSO) und an der Taubennetz- haut (BIRCH-HIRSCHFELD³) als auch an Hunde- und Katzenetz- häuten (MANN⁴, BIRCH-HIRSCH- FELD⁵) gemacht. Im Hinblick auf die Verhältnisse beim Menschen erscheint es besonders wertvoll, daß GARTEN⁶ diese Befunde auch für die Netzhaut des Affen (*Macacus rhesus* und *Cercopithecus*) in vollem Umfange bestätigen konnte. In den von ihm abgebil- deten Netzhäuten (s. Abb. 107 a und b, die im gleichen Block ge- schnittene und auf demselben Objektträger gefärbte Schnitte

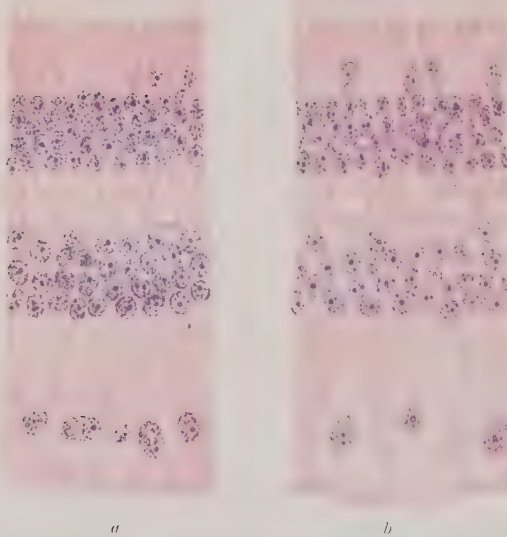


Abb. 107 a und b. Netzhaut von *Cercopithecus*. Fixierung: ZENKERSche Lösung, Erythrosin-Thioninfärbung. a Dunkel- netzhaut, b Hellnetzhaut. (Nach S. GARTEN: v. Graefe-Sac- mischs Handb. d. ges. Augenheilk., a. a. O.)

der Dunkel- und der Hellnetzhaut von *Cercopithecus* darstellen) ist auch an den *inneren Körnern* und den Kernen der *Netzhautganglien* ein erheblicher Chromatinschwund erkennbar. Entsprechende Angaben für die Hundenetzhaut liegen von MANN vor.

Die tinktoriellen Veränderungen der Ganglienzellen der Netzhaut sind vor allem von BIRCH-HIRSCHFELD an Kaninchen und Hunden studiert worden. Neben dem Chromatinschwund in den Zellkernen wird nach kräftiger stunden- langer Helladaptation von den meisten Autoren auch eine *Verarmung* des Zell-

¹ PERLET, G.: Einfluß des Lichtes auf die Netzhaut der Taube. Z. f. Biol. **52**, 365 (1909).

² PERGENS, H.: Zitiert auf S. 269, Fußnote 6.

³ BIRCH-HIRSCHFELD, A.: Einfluß der Helladaptation auf die Struktur der Nerven- zellen der Netzhaut der Taube. Graefes Arch. **68**, 1 (1906).

⁴ MANN, G.: Histological changes induced in sympathetic, motor and sensory nerve cells by functional activity. Journ. of Anat. and Physiol. **29**, 100 (1895).

⁵ BIRCH-HIRSCHFELD, A.: Netzhautganglienzellen unter physiol. und pathol. Ver- hältnissen. Graefes Arch. **50** (1), 166 (1900).

⁶ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk., a. a. O., S. 19.

protoplasmas *an Nisslkörpern* beschrieben. Nur BACH¹ und SCHÜPBACH² leugnen diese. Allerdings pflegen nach BIRCH-HIRSCHFELD die Ganglienzellen nicht alle gleichmäßig stark von dieser Veränderung betroffen zu werden, so daß zwischen deutlich veränderten Zellen anscheinend ganz normal erhaltene liegen können. Der Zellkörper im ganzen wird vielfach deutlich gebläht gefunden. Nach stärkerer Blendung des Auges mit Sonnen- oder Bogenlicht kommt es zu völligem Schwund der Nisslschollen, zur Zellschrumpfung und zum Auftreten von Vakuolen. An dieser Wirkung sind offenbar vorwiegend die kurzwelligen sichtbaren sowie die ultravioletten Strahlen der genannten Lichtquellen beteiligt. Bei Verwendung reinen ultravioletten Lichtes fand BIRCH-HIRSCHFELD³ gesteigerte und beschleunigte Wirkung. Sehr intensive Änderungen im gleichen Sinne lieferten demselben Forscher die Radium- und Röntgenstrahlen, die vor allem das Chromatin des Zellkernes in Mitleidenschaft zogen, während die Nisslschollen zunächst noch verhältnismäßig gut erhalten waren⁴.

II. Die retinomotorischen Wirkungen des Lichtes.

Zusammenfassende Darstellungen.

NAGEL, W. A.: Die Wirkungen des Lichtes auf die Netzhaut. Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen **3**, 12 (1905). — GARTEN, S.: Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. **3**, 12. Kap., Anhang, 13—57 (1907). — TREDELENBURG, W.: Die obj. feststellbaren Lichtwirkungen an der Netzhaut. ASHER-SPIROS Erg. Physiol. Jg. **11**, 34 (1911).

1. Die Zapfenkontraktion.

Sehr ausgesprochene Unterschiede zwischen der Hell- und der Dunkelnetz-*haut* sind hinsichtlich der Längeneinstellung der Netzhautzapfen zu beobachten. Die Entdeckung dieser Tatsache geht auf VAN GENDEREN STORT⁵ zurück, der unter ENGELMANN⁶ Leitung arbeitete. Die verschiedene Einstellung der Zapfen im Hell- und Dunkelauge ist bedingt durch die bei Belichtung eintretende außerordentlich starke Kontraktion des als Myoid bezeichneten Teiles des Zapfennengliedes. Es handelt sich um den zwischen der Membr. limit. ext. und dem sog. Ellipsoid gelegenen Zapfenteil, der in der Hellnetz-*haut*, z. B. des Frosches, so verkürzt sein kann, daß die Ellipsoide der Membr. limit. ext. unmittelbar aufzusitzen scheinen, während sie in der Dunkelnetz-*haut* die Mitte zwischen der Limitans und dem Saum der retinalen Pigmentzellen fast durchgehend reichlich überschreiten. Für die theoretische Verwertbarkeit dieses Befundes ist es wesentlich, daß die Verschiedenheit der Zapfenlänge auch am *unfixierten* Hackpräparat der Netzhaut nachgewiesen werden konnte (GRADENIGO, GARTEN, DITTLER)

¹ BACH, L.: Nervenstruktur der Netzhaut in normalen und pathologischen Zuständen. Graefes Arch. **41**, 3 u. 4 (1895).

² SCHÜPBACH, P.: Anat. d. ges. Physiol. d. Ganglienzellen. Z. f. Biol. **47**, 438 (1906).

³ BIRCH-HIRSCHFELD, A.: Die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf das Auge. Graefes Arch. **58**, 464 (1904).

⁴ BIRCH-HIRSCHFELD, A.: Nervenzellen der Netzhaut unter physiol. und pathol. Verhältnissen usw. (Finsen, Röntgen, Radium). Münch. med. Wschr. **1904**, Nr 27.

⁵ VAN GENDEREN STORT, H.: Form- und Ortsveränderung der Netzhautelemente. Graefes Arch. **33** (1887) und Arch. néerl. des scienc. exact. et naturelles, publ. p. l. soc. holl. des scienc. **21** (1887).

⁶ ENGELMANN, TH. W.: Über Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einfluß des Lichtes und des Nervensystems. Congr. internat. des Sciences, 8. Sess. Mediz., Copenhague 10. bis 16. Aug. 1884, S. 40. — Neue Befunde betr. Bewegung von Zapfen und Pigment usw., gemeinsam mit H. VAN GENDEREN STORT, 2. Mitt. Verh. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Amsterdam **3**. R., 1. u. 2. T., 186 (1884).

und *nicht* als das Resultat einer Wirkung des Fixierungsmittels auf die im Hell- und Dunkelauge chemisch verschieden vorbereiteten Substrate aufzufassen ist.

Die Durchmusterung der Netzhäute der verschiedenen Klassen der Tierreihe hat zu der Feststellung geführt, daß das Ausmaß der Zapfenbeweglichkeit außerordentlichen Schwankungen unterliegt. Die ausgesprochensten Längenänderungen wurden bei Fischen und Amphibien gefunden; bei *Abramis brama* (Bley) wurde eine Verkürzung der Zapfen auf $\frac{1}{10}$ ihrer Länge im Dunkelauge, beim Frosch eine solche auf $\frac{1}{3}$ und darunter beobachtet. Bei der Taube ist der Betrag der Verkürzung nach den Abbildungen VAN GENDEREN STORTS schon wesentlich geringer. Zieht man auch die Säugetiere in den Rahmen des Vergleiches ein, so ergibt sich, wie namentlich GARTEN¹ auf Grund eines reichen Materials nachweist, daß mit wenigen Ausnahmen bis herauf zum Säugetier eine Zapfenkontraktion nachweisbar ist, daß sie aber in der Tierreihe aufsteigend immer geringer wird. Beim Affenauge war sie kaum noch festzustellen. Für das Menschenauge stehen in dieser Hinsicht brauchbare Beobachtungen bis jetzt nicht zur Verfügung, doch spricht alles dafür, daß die Kontraktilität der Zapfen hier höchstens in ganz geringfügigen Spuren erhalten sein dürfte (s. bei GARTEN²). Besonders bemerkenswert bleibt auch, daß das Ausmaß der Zapfenkontraktion bei nachtsehenden Tieren in vielen Fällen, z. B. bei Vögeln, nicht geringer, mitunter sogar stärker entwickelt gefunden wurde als bei tagsehenden Vertretern derselben Species. Vor allem sind hier die von GARTEN abgebildeten Präparate vom (nachtsehenden) Waldkauz beweisend, die eine ganz beträchtliche Form- und Lageänderung der Zapfen erkennen lassen. Diese Feststellung macht der theoretischen Ausdeutung der Erscheinungen ähnlich große Schwierigkeiten wie der Umstand, daß sie auch an reinen Zapfennetzhäuten nachgewiesen werden konnten, wo eine alternierende Begünstigung der Einstellung bald des Zapfen-, bald des Stäbchenapparates nicht in Frage kommt. Allerdings sind die Unterschiede in der Zapfenlänge, z. B. bei *Testudo graeca* (ENGELMANN), *Test. marina* (CHIARINI), Chamäleon (GARTEN) ziemlich unbedeutend, doch sind von DETWILER³ bei einer in China lebenden Eidechsenart bedeutendere Längenänderungen (bis zu 3μ) beobachtet worden. Alles in allem sind die relativen Längenänderungen der Zapfen in den bis jetzt untersuchten stäbchenfreien Netzhäuten jedenfalls *größer*, als sie unter extremen Bedingungen der Beleuchtung in der Affen- netzhaut zu erzielen ist. Messungen der Zapfenlänge in stäbchenfreien Bezirken sonst stäbchenführender Netzhäute (Fovea, gelber Fleck, rotes Feld der Taube) haben zu ähnlichen Feststellungen geführt (VAN GENDEREN STORT). Umgekehrt gelang der Nachweis der Zapfenkontraktion z. B. beim Aal, der neben zahlreichen feinen Stäbchen weniger zahlreiche Zapfen besitzt (KÜHNE und SEWALL), bisher *nicht* mit Sicherheit (s. auch bei GARTEN⁴). Die verschiedene Einstellung der Zapfen im Hell- und Dunkelauge ist aus den (von GARTEN stammenden) Abb. 108a bis c zu ersehen.

Der *zeitliche Verlauf* des Kontraktionsvorganges an den Zapfen ist der geringen Ausdifferenzierung des Myoidprotoplasmas entsprechend ein sehr gedehnter. Die zu dieser Frage vorliegenden Einzelangaben sind nachträglich schwer miteinander vergleichbar, da in die Dosierung des Lichtreizes meist kein genügender Einblick zu gewinnen ist; freilich darf wohl angenommen werden, daß es sich fast immer um weit überschwellige Reize gehandelt hat. Eine Ausnahme hiervon

¹ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 35.

² GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 26f.

³ DETWILER, S. R.: Studies on the retina. Photomechanical responses in the rubina of *Eremias argus*. J. of exper. Zool. **37**, 89 (1923).

⁴ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. S. 34.

scheinen allein jene Versuche zu machen, die speziell auf eine Feststellung der Schwellenintensität des Lichtreizes abzielten, doch fand hier wiederum die Bestimmung der Zeitschwelle meist zu wenig Berücksichtigung. Die Angaben von PERGENS¹ über den zeitlichen Eintritt der Zapfenkontraktion beim Weißfisch gehen dahin, daß nach einer Belichtung von 1' der Prozeß eben anfangte, merklich zu werden, daß nach 2' die Zapfen zumeist schon deutlich verkürzt gefunden würden und daß nach 5' kaum mehr ein Unterschied der Zapfenlänge gegenüber der Dauerbelichtung zu erkennen sei. Da eine Nachwirkung der erfolgten Be-

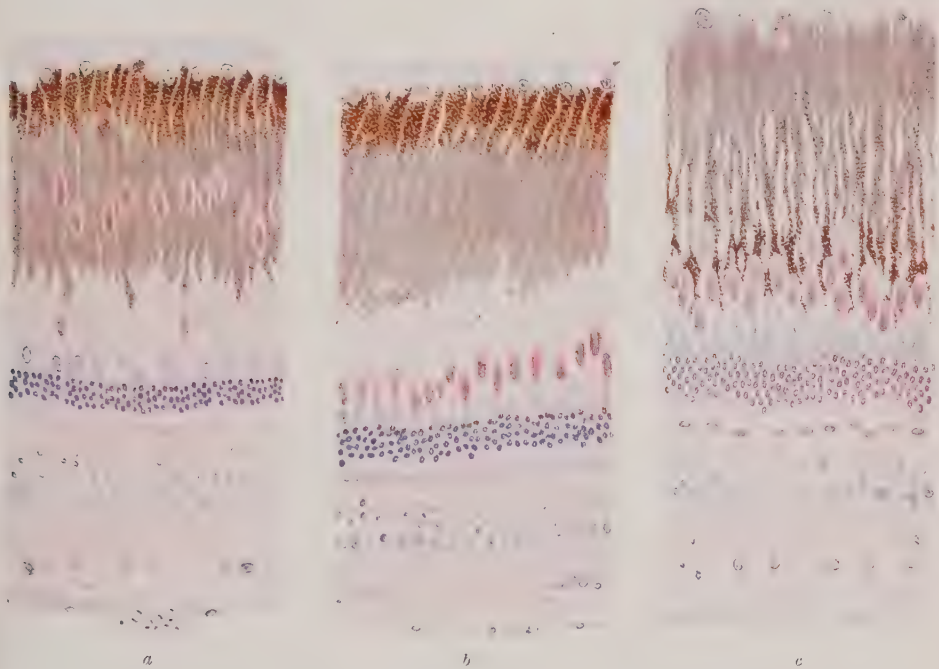


Abb. 108 a—c. Netzhaut vom Bley (*Abramis brama*). *a* Dunkel-, *b* Dämmerungs-, *c* Hellnetzhaut.
(Nach S. GARTEN: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilkunde, a. a. O.)

lichtung wahrscheinlich ist (Belege hierfür siehe bei GARTEN²), so setzt die zeitliche Bestimmung des Kontraktionsverlaufes die Verwendung eines momentan wirkenden Fixationsverfahrens voraus, eine Forderung, die bei PERGENS (Fixation des *uneröffneten* Bulbus in 3 $\frac{1}{2}$ proz. HNO₃) nicht voll erfüllt erscheint. Immerhin stimmen seine Werte mit jenen von HERZOG³ befriedigend überein, der am Frosche fand, daß zum Eintritt maximaler Zapfenverkürzung bei mittlerer Intensität eine Belichtungsdauer von 2 $\frac{1}{2}$ ' erforderlich ist und daß auch bei größter Intensität nach einer Belichtung von 1' höchstens Andeutungen einer Zapfenkontraktion zu finden sind. Nach ANGELUCCI sind beim Frosch nach 5' Kerzenlicht die Zapfen stark zusammengezogen. Von monochromatischem

¹ PERGENS, H.: Zitat wie S. 269, Fußnote 6; siehe außerdem: Action de la lumière colorée sur la rétine. Ann. Soc. royal. Sci. méd. et natur. Brux. **6** (1897).

² GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. f. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 36.

³ HERZOG, H.: Bewegungsvorgänge in der Netzhaut. Engelmanns Arch. f. Physiol. **1905**, 413.

Licht fand HERZOG die Strahlungen kurzer Wellenlänge stärker wirksam als die größerer Wellenlänge, allerdings bezieht sich diese Angabe weniger auf den zeitlichen Verlauf der ausgelösten Kontraktion als auf die als Reiz wirksame Mindestintensität. Hinsichtlich der zur *Wiederverlängerung* verkürzter Zapfen erforderlichen Zeit macht PERGENS die Angabe, daß schon nach einem Lichtabschluß von 1' eine Streckung der Zapfen zu bemerken sei, daß sie nach 5' sehr ausgesprochen und nach längstens 20' maximal erreicht sei. Diese Werte sind vom Frosch gewonnen und gelten für die Netzhaut *in situ* bei guter Durchblutung: an der isolierten Froschnetzhaut konnte DITTLER¹ keine deutliche Wiederverlängerung der Zapfen erhalten.

Eine Fragestellung, die die Autoren im Rahmen der Reizschwellenbestimmungen besonders beschäftigt hat, war die, zu entscheiden, wie die Netzhautzapfen unter den Bedingungen des *Dämmerungssehens* sich verhalten. Die grundsätzliche Schwierigkeit, daß die Auswahl der fraglichen Beleuchtungsstufe hierbei nur nach den Empfindungen des menschlichen Auges getroffen werden kann, mußte freilich in Kauf genommen werden und setzt den heuristischen Wert der gewonnenen Feststellungen wesentlich herab. Immerhin verdient es Erwähnung, daß sowohl beim Frosch wie beim Bley unter Beleuchtungsbedingungen, unter denen das menschliche Auge auch nach längerer Adaptation keine Farben mehr unterschied, die Zapfen deutlich, wenn auch nicht immer maximal, kontrahiert gefunden wurden (GARTEN²). Die Versuchstiere waren der schwachen Beleuchtung $1\frac{1}{2}$ bis 3 Stunden ausgesetzt gewesen, so daß ein voller „Adaptationsausgleich“ angenommen werden konnte. (Im Falle der Abb. 108 waren sie unter diesen Bedingungen maximal verkürzt, stärker als bei den stark belichteten Kontrolltieren.) Ähnliche Beobachtungen liegen von PERGENS mit allerdings sehr viel kürzerer Belichtungszeit, von HERZOG sowie von EXNER und JANUSCHKE³ vor.

Der erste Versuch, den *Mechanismus* der Zapfenkontraktion aufzuklären, geht auf ENGELMANN⁴ zurück. Er experimentierte zu diesem Zweck vorwiegend an der Taubennetzhaut, die ihm wegen der Einlagerung verschieden gefärbter Ölkugeln in das Zapfenellipsoid, entsprechend der Grenze zwischen Zapfenaußen- und -innenglied, für die Feststellung des primären Angriffspunktes des Lichtreizes besonders geeignet erschien. Auf Grund seiner Beobachtung, daß sich bei Einwirkung grünen Lichtes die Zapfen mit roten Kugeln am stärksten kontrahierten und daß umgekehrt bei Einwirkung roten oder orangenen Lichtes von eher größerer Intensität gerade diese Zapfenart unverkürzt blieb, gelangt er zu dem Schluß, daß der Angriffspunkt des Reizes irgendwo im Innenglied, keinesfalls im Außenglied zu suchen sei. Diese Auffassung sucht er, meines Erachtens aber nicht mit besonderem Glück, durch Beobachtungen im roten Feld der Netzhaut zu stützen, wo sich rotes Pigment fein verteilt in die Zapfeninnenglieder eingelagert findet, so daß das hindurchtretende Licht schon hier durch Absorption geschwächt wird; hier nämlich fand er im grünen Licht die rot pigmentierten Zapfen in der Kontraktion hinter den lediglich mit roten Ölkugeln ausgestatteten, aber sonst pigmentfreien zurückbleiben, was mit der gerade im Innenglied der pigmentierten Zapfen stattfindenden erhöhten Energieabsorption nicht recht zusammenstimmt. In der Tat liegen die Bedingungen für den Eintritt der Zapfenkontraktion, wie man jetzt weiß, viel zu verwickelt, als daß selbst die ersterwähnte, theoretisch sehr übersichtliche Gruppe der ENGELMANNschen Versuche eine unbedingte Beweiskraft beanspruchen könnte.

An komplizierenden Momenten sind in erster Linie die auf Nervenbahn vermittelten „reflektorischen“ Wechselbeziehungen zwischen den Elementen der Einzelnetzhaut, zwischen den Netzhäuten beider Augen sowie zwischen den

¹ DITTLER, R.: Zapfenkontraktion an der isolierten Froschnetzhaut. *Pflügers Arch.* **117**, 295 (1907).

² GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 38ff.

³ EXNER, N. u. JANUSCHKE: Verhalten des Guanintapetums von *Abramis brama* gegen Licht und Dunkelheit. *Sitzgsber. k. u. k. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl. CXIV.* 3. Abt., 1905 und ebenda Nr 17, 284.

⁴ ENGELMANN, TH. W.: Bewegung der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einfluß des Lichts und des Nervensystems. *Pflügers Arch.* **35**, 498 (1885).

Netzhäuten und dem Gesamtorganismus zu erwähnen, die übrigens von ENGELMANN¹ selbst zuerst erkannt wurden. In ihnen dürfte, wie heute gesagt werden kann, eine der Ursachen dafür liegen, daß es nicht gelingt, durch partielle Belichtung der Netzhaut ein „Zapfenoptogramm“ zu erzeugen (DITTLER²). Die hier in Frage stehenden Wirkungen haben ENGELMANN zu der Annahme reflexvermittelnder zentrifugalleitender, sog. „retinomotorischer“ Fasern im Opticus geführt, durch die, auch ohne jeden Lichtreiz, die „Lichtstellung“ der Zapfen herbeigeführt werden könne. Mit dieser Annahme war das Substrat gegeben für die Übertragung der Kontraktionserregung vom einen Auge auf das streng dunkel gehaltene andere, die nicht nur an Fröschen (ENGELMANN) und Fischen (PERGENS), sondern auch bei Vögeln (BIRCH-HIRSCHFELD) nachgewiesen werden konnte. Die nervöse Art der Übertragung ergibt sich einerseits aus dem Umstand, daß der Effekt auch nach Sistierung des Kreislaufes noch auslösbar bleibt, andererseits aus der Erfahrung, daß die Exstirpation des Gehirns ihn aufhebt (Beobachtung an Fröschen). Weitere Erfahrungen lehrten, daß auch von anderen, dem Auge ferngelegenen Körperstellen aus die Zapfenkontraktion bewirkt werden kann. So führt lokale Belichtung, Erwärmung oder Abkühlung der Rückenhaut des Frosches zur Lichtstellung der Zapfen. Das gleiche wird häufig schon durch das bloße Aufbinden des Tieres (HERZOG) oder durch starkes Kneifen der Pfote mit der Pinzette (ANGELUCCI) erreicht. Auch die adäquate Reizung des Gehörorganes erwies sich als retinomotorisch wirksam. Strychninvergiftung macht Hellstellung der Zapfen, Kuraresierung dagegen bleibt in dieser Hinsicht ohne Wirkung. Endlich sei erwähnt, daß durch faradische Reizung des Nerv. opt. die Zapfenkontraktion herbeigeführt wird, ein Befund, der bei sicherem Ausschluß von Stromschleifen durch das Auge als bündiger Beweis für die Existenz zentrifugalleitender Opticusfasern mit peripherem Erfolgsorgan anzuerkennen wäre. Die Angabe von HERZOG³, daß nach Gehirnzerstörung (infolge des Ausfalles einer tonisierenden Wirkung höherer Zentren) bei Dunkeltieren ganz ungewöhnlich lange Zapfen zu beobachten seien, konnte von anderen Autoren (DITTLER²) nicht bestätigt werden. Ob wirklich *alle* in der Literatur als Beispiele einer „reflektorischen“ Erregungsübertragung auf die Zapfen gedeuteten Fälle als solche zu bewerten sind, muß dahingestellt bleiben. Von E. A. FICK⁴ wurden gegen einzelne unter ihnen, zum Teil gewichtige, Einwände erhoben. Es ist in der Tat kaum fraglich, daß z. B. die bei Behinderung der Atmung erfolgende Zapfenkontraktion eher als eine Reaktion auf die Veränderung der Blutzusammensetzung zu betrachten, also auf einen humoralen Reiz zurückzuführen ist. Dasselbe gilt für die Beobachtung HAMBURGERS⁵, daß im Herbst und Winter eine volle Zapfenstreckung nach Lichtabschluß bei gewissen Froscharten vielfach überhaupt nicht zustande kommt.

Diese Auffassung liegt um so näher, als einwandfrei nachgewiesen werden konnte, daß die Zapfen auf humorale Reize, insbesondere wie es scheint auf Säuren, mit der vollen Kontraktion ihres Myoids ansprechen. Versuche an der isolierten, in Ringer überlebenden Froschnetzhaut haben gelehrt, daß die Belichtung zur Bildung saurer Produkte führt, *die ihrerseits befähigt sind, an der Dunkelnethaut unter sicherer Fernhaltung jeglicher anderer Reize maximale Hellstellung der Zapfen*

¹ ENGELMANN, TH. W.: Zitiert auf S. 274, Fußnote 4.

² DITTLER, R.: Zitiert auf S. 274, Fußnote 1.

³ HERZOG, H.: Zitiert auf S. 273, Fußnote 3.

⁴ FICK, E. A.: Lichtwirkung auf die Netzhaut des Frosches. Verh. dtsch. ophthalm. Ges. Heidelberg 1889; siehe auch v. Graefes Arch. Ophthalm. **37**, 1 (1891) und Vierteljsch. naturforsch. Ges. Zürich (1890).

⁵ HAMBURGER, L.: Onderzoekingen der Utrechtsche Hogeschol., III Reeks **9**, 58 (1889).

herbeizuführen (DITTLER¹). Ob die wirksamen Stoffe, wie LANGE und SIMON² es wollen, vorwiegend aus der Bleichung des Sehpurpurs entstammen, oder ob sie, ganz allgemein, als Stoffwechselprodukte der lichtperzipierenden bzw. der bei der Leitung der Lichterregung beteiligten Netzhautelemente zu gelten haben, die dann auf das eigene Substrat zurückwirken, ist noch ungeklärt. Wie in besonderen Versuchen gezeigt wurde, handelt es sich um Stoffe, die vom Orte der Belichtung durch Diffusion allmählich in der Netzhaut sich ausbreiten und ihre Wirkung entfalten. Dies lehrt z. B. die in Fig. 3 abgebildete isolierte Froschnetz-



Abb. 109. Froschnetzhaut, am Rande (bei *a*) 5 Minuten belichtet, zeigt hier ausgesprochene Hellstellung der Zapfen neben maximaler Dunkelstellung bei *b*, dazwischen allmählichen Übergang. Flemmingfixierung, Färbung nach NISSL-HELD. Zeiß B. Okul. I.
[Nach R. DITTLER: Pflüg. Arch. 117 (1907).]

netz-
haut, die, in einer Spur RINGERScher Lösung liegend, bei *a* ganz lokal belichtet und dann nach FLEMMING fixiert wurde. Die Länge der Zapfen, die von *a* nach *b* kontinuierlich zunimmt, ist an der Lage der mit Osmium geschwärzten Ellipsoidölkugeln leicht zu erkennen. Der direkte Nachweis der zur Zapfenverkürzung führenden humoralen Stoffe gelingt am überzeugendsten, wenn man eine Netzhaut 10–20' im Dunkeln in RINGER hält, in dem eine andere Netzhaut zuvor bis zum Eintritt der Zapfenkontraktion belichtet worden war: auch sie zeigt sodann volle Hellstellung der Zapfen. Bei diesem Sachverhalt ist es fraglich, ob die von ENGELMANN geforderte eigene Lichtempfindlichkeit der Zapfeninnenglieder weiterhin erwogen zu werden braucht. Allerdings ist es noch unentschieden, inwieweit es bei wohlerhaltener Zirkulation im Auge zu einer Auswirkung der humoralen

Reize kommt, und ob für den Vorgang der Zapfenkontraktion in situ vielleicht nicht doch die Mitwirkung anderer Mechanismen anzunehmen ist.

Als eigenartig darf der Befund von LAURENS und WILLIAMS³ vermerkt werden, daß an dem aus seiner natürlichen Lage transplantierten Auge bei Amblystomalärven bei gleichem Lichtreiz eine etwa doppelt so starke Kontraktion der Zapfen (und Pigmentwanderung) nachzuweisen war als an dem unberührt gebliebenen Kontrollauge.

Den Erscheinungen der Kontraktion des Zapfeninnengliedes sei noch kurz angefügt, daß auch am Zapfenaußenglied unter dem Einfluß der Belichtung Formänderungen beobachtet worden sind, bisher allerdings nur bei einigen wenigen Spezies (Frosch, Weißfisch). Die

¹ DITTLER, R.: Zitiert auf S. 274, Fußnote 1.

² LANGE, H. u. M. SIMON: Zitiert auf S. 268, Fußnote 1.

³ LAURENS, u. J. W. WILLIAMS: Photochem. changes in the retina of normal and transplanted Eyes of amblystoma Larvae. J. of exper. Zool. 23, Nr 1. Mai 1917.

Angaben gehen auf ANGELUCCI¹ zurück und sind von diesem Autor mehreren Anfeindungen gegenüber hartnäckig aufrechterhalten worden. Die Änderung des Außengliedes soll in einer Verkürzung und Verdickung im Hellauge bestehen. GARTEN² konnte diesen Befund für Bley und Weißfisch nicht bestätigen.

2. Stäbchenkontraktion.

Über die Form- und Lageänderungen der Netzhautstäbchen liegen bis jetzt nur wenig umfassende Erfahrungen vor. Dies könnte daher rühren, daß die Erscheinungen an den Stäbchen in der Tierreihe entweder nicht so weit verbreitet sind oder daß sie, von einzelnen besonders markanten Fällen abgesehen, nicht mit derselben Deutlichkeit auftreten wie an den Zapfen.

Daß die Stäbchenaußenglieder des Frosches unter der Wirkung des Lichtes eine Neigung zur Aufquellung zeigen, so daß die im Dunkelauge zwischen ihnen liegenden Lücken mehr oder weniger vollständig ausgefüllt werden, ist eine Erscheinung, die schon KÜHNE³ bekannt war. ANGELUCCI machte dieselbe Beobachtung beim Salamander und fand die Außenglieder der Hellstäbchen zugleich in der Längsrichtung etwas verkürzt. Die Quellung der Stäbchen, die, wie man heute vermuten wird, durch die Säuerung der Netzhaut mitbedingt sein dürfte, ist offenbar ein Grund für das ungleich festere Haften der Hellnetzhaut im eröffneten Augenbecher.

Kontraktionsvorgänge am Stäbcheninnenglied, die ihrem Umfange nach jenen am Zapfeninnenglied an die Seite gestellt werden können, sind zuerst von VAN GENDEREN STORT⁴ beobachtet und später vor allem von GARTEN⁵ eingehender studiert und abgebildet worden. Die Formänderung verläuft bei den Stäbchen *im umgekehrten Sinn als bei den Zapfen*, so also, daß durch die Belichtung eine Streckung des Stäbcheninnengliedes eintritt, während die Dunkelnetzhaut die Stäbcheninnenglieder in der verkürzten Form zeigt (s. Abb. 110 a und b). Bei der Taube weist das Innenglied überdies einen bei den meisten Färbungsmethoden ungefärbt bleibenden bläschenartigen Einschuß auf, der nach der Streckung in der Regel gänzlich vermißt wird (VAN GENDEREN STORT). Wie GARTEN⁵ festgestellt hat, kann bei der Taube der Betrag der Stäbchenstreckung jenen der Zapfenverkürzung sogar übertreffen. Bei anderen Tagvögeln (Huhn, Krähe) hat GARTEN ähnliche Verhältnisse getroffen, bei der Eule dagegen keine Änderung der Stäbchenstellung nachweisen können. In derselben ausgesprochenen Weise wie bei den Tagvögeln ist die Längeneinstellung der Stäbchen auch bei

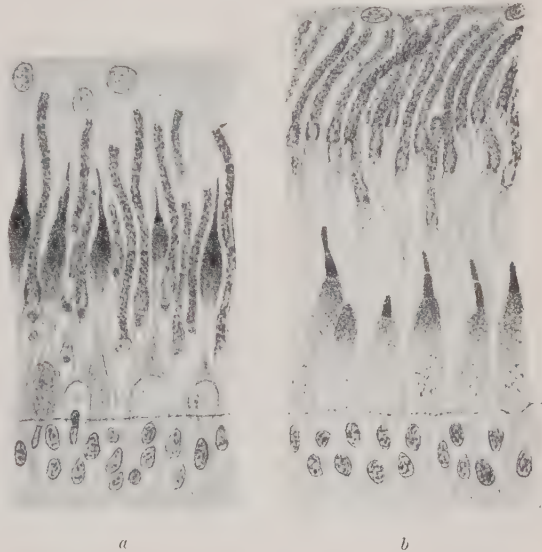


Abb. 110 a und b. Netzhaut vom Weißfisch. Fixierung: ZENKERSche Lösung. Vergr. 900fach. *a* Dunkelnetzhaut, *b* Hellnetzhaut. (Nach S. GARTEN: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk., a. a. O., S. 55.)

¹ ANGELUCCI, H.: Untersuchung über die Sehtätigkeit der Netzhaut und des Gehirns. MOLESCHOTTS Unters. z. Naturlehre **14** (1894); s. a. Encycl. franc. d'Ophthal. **2**, 106 (1905).

² GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. S. 13ff.

³ KÜHNE, W. u. A. EWALD: Untersuchung über den Sehporpur III., Heidelb. Unters. **1**, 370 (1878).

⁴ VAN GENDEREN STORT, H.: Zitiert auf S. 271, Fußnote 5.

⁵ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 49ff.

einigen Fischen nach Hell- und Dunkelaufenthalt verschieden. Hier liegen positive Befunde außer am Weißfisch (GARTEN) am Barsch (VAN GENDEREN STORT) und am Bley (EXNER und JANUSCHKE¹) vor. Besonders erwähnt sei ferner, daß auch in der Aalnetzhaut eine geringe Längenänderung der Stäbchen nachgewiesen wurde (GARTEN²), während die Zapfen anscheinend unveränderlich fest auf der Membr. limit. aufsitzen. Außer durch unmittelbare Lichtwirkung scheint auch die Längenänderung der Stäbchen durch mannigfache reflektorische und humorale Einflüsse beherrscht zu werden.

Eine mit jener der Stäbchen gleichsinnige Verschiebung zeigen die sog. *grünen Zapfen*, die beispielsweise in der Froschnetzhaut vorkommen (VAN GENDEREN STORT³).

Auf die Frage, ob man die verschiedene Einstellung der Stäbchen als einen *aktiven* Vorgang zu betrachten habe oder ob sie rein passiv durch die entgegengesetzte (zweifelloso aktive) Verschiebung der Zapfen erfolgt, ist eine abschließende Antwort auf Grund des vorliegenden Materials noch nicht zu geben. Zieht man in Betracht, daß die Netzhäute mit stark ausgeprägter Stäbchenverschiebung zumeist auch stark kontraktile Zapfen aufweisen, andererseits aber (wie beim Aal) auch beim Fehlen der Zapfenkontraktion eine Stäbchenverschiebung *geringen* Grades vorhanden sein kann, so wird man an ein *Zusammenwirken beider Faktoren*, der Eigenbeweglichkeit *und* der passiven Verdrängung, zu glauben geneigt sein. Daß in reinen Stäbchennetzhäuten (z. B. beim Haifisch⁴) die Stäbchenverschiebung vermißt wird und daß auch Zapfenkontraktion ohne jede Dislokation der Stäbchen beobachtet wurde (wie bei der Eule⁵), könnte besondere Gründe haben und brauchte nicht gegen diese Auffassung zu sprechen.

Eine im umgekehrten Sinne als dem soeben besprochenen erfolgende Stäbchenverschiebung ist beim Salamanderauge festgestellt worden, doch ließ sich zeigen, daß beim Heranrücken der Außenglieder an die Membr. limit. bei der Belichtung ein gänzlich anderer Mechanismus zugrunde liegt und von einem Kontraktionsvorgang am Innenglied keine Rede ist. Die Erscheinung geht (VAN GENDEREN STORT³) mit einer nachweisbaren Verlagerung der zugehörigen Stäbchenkörner einher, die im Dunkelauge vielfach außerhalb der Limitans angetroffen werden und bei Belichtung hinter dieselbe zurückgehen. Es käme also höchstens eine Kontraktilität der zwischen den Stäbchenkörnern und der inneren Körnerschicht gelegenen Gewebelemente für die Erklärung in Frage.

3. Pigmentwanderung.

Die Zellen des retinalen Pigmentepithels erfahren unter dem Einflusse der Belichtung eine Reihe objektiver Veränderungen, die sich als Formänderung des gesamten Zellkörpers mit Lageänderung des Zellkernes, als Färbungsänderung des Protoplasmas und seiner pigmentierten Einschlüsse sowie als grobe Lageänderung der eigentlichen Pigmentkörnchen darstellt.

Die Formänderung der Gesamtzelle und die Lageänderung des Zellkernes dürfen wohl als eine direkte Folge der Verschiebung eines großen Teiles des Zellinhaltes in die zwischen den Stäbchenaußengliedern gelegenen protoplasmatischen Zellfortsätze aufgefaßt werden. Der Zellkörper erfährt hierbei eine Verkürzung vornehmlich in der radiären Richtung. Die Färbung des frischen Epithelprotoplasmas soll nach längerem Lichtabschluß eine schwach rötliche sein und bei Belichtung rasch verblassen. Sie wird auf Spuren von Selpurpur zurückgeführt, an dessen Bildung das Pigmentepithel ja allem Anschein nach wesentlich beteiligt ist. In salpetersäurefixierten Präparaten ist das Protoplasma der Pigmentepithelzellen des Dunkelauges ebenso wie die der Stäbchenaußenglieder gelb gefärbt (VAN GENDEREN STORT³), eine Beobachtung, die ebenfalls auf einen Zusammenhang mit dem Selpurpur hin-

¹ EXNER, S. u. JANUSCHKE: Zitiert auf S. 274, Fußnote 3.

² GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 56.

³ VAN GENDEREN STORT, H., Zitiert auf S. 271, Fußnote 5.

⁴ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 56, Anm. 2.

⁵ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 52.

deutet. Die vielfach im Epithel enthaltenen goldgelben Ölkugeln erfahren unter der Wirkung der Belichtung eine Ausbleichung, häufig unter Zerfall in kleinere Tröpfchen. Das Fuscin der Pigmentnadeln, das lange als ein lichtbeständiger Farbstoff der Netzhaut galt, unterliegt ebenfalls einer allmählichen Ausbleichung. Nach KÜHNES Angabe ist diese ausschließlich an den über den Stäbchenkuppen gelegenen Pigmentmassen zu erkennen, was, wie er sagt, verständlich sei; da das zwischen den Stäbchen angehäuften Pigment so gut wie nicht vom Licht getroffen werde (s. hierzu aber S. 282).

Alle diese Veränderungen am Pigmentepithel sind von untergeordneter Bedeutung gegenüber der *Lageänderung*, die das Pigment selbst unter dem Einflusse der Netzhautbelichtung erfährt. Während die schwarzbraunen Pigmentkörnchen im Dunkelauge außerhalb der Neuroepithelschicht im Körper der Pigmentepithelzellen zusammengeballt liegen, findet man sie bei vielen Tieren, wie als erste BOLL¹ und KÜHNE² 1877 unabhängig voneinander beobachteten, im Hellauge mit ihrer Hauptmasse zwischen den Stäbchenaußengliedern nahezu bis zur Membr. limit. vorgeschoben und so angeordnet, daß die Kuppen der Stäbchen oft frei über dieselben herausragen. Diese Pigmentverschiebung, die aus Abb. 108 deutlich zu ersehen ist, erfolgt innerhalb präformierter, nicht erst ad hoc von der Zelle (nach amöboider Bewegungsart) ausgesandter Fortsätze, deren nach den Angaben von ANGELUCCI³ zwischen 10 und 40 auf jede Pigmentepithelzelle entfallen. Die vom Pigment freien Zellfortsätze sind im histologischen Schnitt schwer nachzuweisen; sie reichen nach ANGELUCCI bis dicht an die Membr. limit. heran. Ihre Füllung mit Pigment prägt sich mechanisch in einer Volumzunahme aus, die zur Folge hat, daß die Stäbchenaußenglieder fest zwischen ihnen haften und die Netzhaut sich nur im Zusammenhange mit der Pigmentepithelschicht aus dem Augenbecher herauslösen läßt (BOLL). Die Netzhaut des Dunkelauges ist dagegen leicht von den Pigmentzellen zu isolieren. Auf diesen Unterschied gründet sich ein grob mechanisches Verfahren zur Herstellung von *Pigmentoptogrammen* (KÜHNE), dessen Brauchbarkeit für eine relative Beschränkung der Pigmentverschiebung auf die unmittelbar belichteten Netzhautteile spricht.

Die am stärksten entwickelte Lichtreaktion des Netzhautpigmentes ist bei den Fischen und Amphibien beobachtet worden, bei denen sie allein die soeben geschilderten hohen Grade erreicht; bei den Vögeln (CHIARINI⁴, VAN GENDEREN STORT) ist sie schon deutlich geringer, wenn auch noch ausgesprochener als bei den meisten Reptilien (ANGELUCCI). Sehr schwierig war der Nachweis der Pigmentwanderung beim Säugetier zu erbringen; das festere Haften der Netzhaut am Pigmentepithel nach der Belichtung wurde zwar auch hier beobachtet, doch bleibt die im Schnitt nachweisbare Verlagerung des Pigmentes meist so geringfügig, daß sie aus einem Vergleich des Hell- und des Dunkelauges kaum mit Sicherheit zu erkennen ist. Hier sei vor allem auf die Angabe GARTENS⁵ verwiesen, daß beim Affenauge die Differenz der Pigmentstellung „im günstigsten Falle gerade nachweisbar“ sei. Ähnlich dürften die Verhältnisse beim Menschen liegen. Auch die Tatsache, daß sich in der Tierreihe die Entwicklung des Pigmentepithels aufsteigend immer weiter reduziert und daß die spärlichen Pigmentkörnchen und -nadeln des menschlichen Auges, auch wenn sie maximal vorgeschoben wären, eine nur sehr wenig vollkommene Umkleidung der Stäb-

¹ BOLL, F.: Zusatz z. Mitteilg. v. 11. Jan., mitgeteilt in der Sitzung vom 19. Febr. Ber. Akad. Wiss. zu Berlin 1877, 72.

² KÜHNE, W.: Über den Sehpurpur. Heidelb. Unters. 1, 15 (1877).

³ ANGELUCCI, H.: Histologische Untersuchungen über die retinale Pigmentepithel der Wirbeltiere. Du Bois-Reymonds Arch. 1878, 353.

⁴ CHIARINI, P.: Changements morphol. usw. Arch. ital. de Biol. 46, 337 (1906).

⁵ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 73.

chenaußenglieder abgeben könnten, ist für die theoretische Bewertung der Pigmentreaktion speziell beim Menschen bemerkenswert.

Wichtig erscheinen ferner die Beobachtungen an Augen mit *stäbchenfreier* Netzhaut. Die Frage, ob auch an solchen eine Verschiebung des Pigmentes eintritt, wurde nach Untersuchungen von BOLL für die Eidechse, von ANGELUCCI für die Schildkröte, von GARTEN für das Chamäleon verneint, dagegen bildet CHIARINI¹ Eidechsennetzhäute mit positivem Befund ab. Über das Verhalten des Pigmentes im stäbchenfreien Bezirk von Netzhäuten, die in ihren stäbchenhaltigen Teilen unzweifelhaft eine Pigmentverschiebung zeigen, gehen die Angaben der Autoren nach Versuchen an der Taube ebenfalls auseinander (siehe z. B. VAN GENDEREN STORT, ANGELUCCI, KRAUSE²). Endlich sei erwähnt, daß beim Haushahn, einem ausgesprochenen Tagvogel, und der Eule, einem Nachtvogel, hinsichtlich der Pigmentwanderung außerhalb des Netzhautzentrums übereinstimmend positive Befunde erhoben wurden.

Nach den *zeitlichen* Verhältnissen ihres Verlaufes charakterisiert sich die Pigmentwanderung als ein fast noch trägerer Vorgang als die Zapfenkontraktion. Nach CHIARINI und PERGENS³ ist beim Weißfisch nach 1' Sonnenbestrahlung die Pigmentverschiebung zwar schon eben merklich, aber erst nach Stunden erreicht sie ihre extremste Ausbildung. Unter denselben Beleuchtungsbedingungen fand GAGLIO⁴ beim Frosch erst nach 1½ Stunden volle Lichtstellung. Die *Rückwanderung* des Pigmentes vollzieht sich mit ähnlicher Langsamkeit (GAGLIO, KÜHNE, PERGENS). Natürlich ist der zeitliche Verlauf der Lichtreaktion von der Stärke des Reizes abhängig. ANGELUCCI sah das Pigment beim Frosch nach 5' langer Belichtung mit der Kerze noch ganz in Dunkelstellung. Allerdings kann ein schwacher Reiz bei nachträglicher Verdunkelung noch nachwirken (FICK⁵, DITTLER⁶). Ebenso wie bei der Zapfenkontraktion stellen Strahlungen geringer Wellenlänge unter sonst gleichen Bedingungen wirksamere Reize dar als langwellige (ENGELMANN⁷), insbesondere wirkt rotes Licht sehr schwach auf die Pigmentzellen, noch schwächer, wie es scheint, als auf die Zapfen. Nach stundenlangem Aufenthalt im *Dämmerlicht*, bei dem der Mensch nicht mehr imstande war, Farben zu erkennen, zeigten nach Versuchen von GARTEN⁸ Bleyen zwar eine meist volle Lichtstellung der Zapfen, aber das Pigment befand sich noch in vollständiger oder nahezu vollständiger Dunkelstellung (s. Abb. 108a bis c). Ähnliche Angaben über die größere Empfindlichkeit der Zapfen machen PERGENS und ANGELUCCI. Die Lichtreaktion des Pigmentes ist auch am enucleierten Froschbulbus zu erzielen, nach HAMBURGER⁹ in günstigen Fällen bei Lichtabschluß sogar die Rückwanderung.

Außer durch Lichtwirkung kann die Vorwanderung des Pigmentes zwischen die Stäbchenaußenglieder auch durch mannigfache andere Einflüsse ausgelöst werden. Es kommen hier die gleichen Momente in Betracht (und vielleicht auch

¹ CHIARINI, P.: Zitiert auf S. 279, Fußnote 4.

² KRAUSE, W.: Die Netzhaut. 5. Die Netzhaut der Vögel. Internat. Mschr. f. Anat. u. Physiol. **11**, 1 (1894).

³ PERGENS, H.: Action de la lumière sur la rétine. Trav. Inst. Solvay **1**, 1 u. 2 (1896).

⁴ GAGLIO, G.: Le modificazioni del pigmento all' oscurità ed alla luce nella retina della rana. Arch. di Ottalm. **1**, 225 (1894).

⁵ FICK, E. A.: Untersuchungen über die Pigmentwanderung in der Netzhaut des Frosches. Graefes Arch. **37** (2), 1 (1891).

⁶ DITTLER, R.: Zitiert auf S. 274, Fußnote 1.

⁷ ENGELMANN, TH. W.: Über Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einflusse des Lichtes und des Nervensystems. Pflügers Arch. **35**, 498 (1885).

⁸ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 39f.

⁹ HAMBURGER, L.: Dorsnijding van der Nerv. opt. usw. Onderzoek. Utrechtsche Hogeschool III Reeks **9**, 58 (1889).

die gleichen Mechanismen) wie bei der Zapfenkontraktion ohne Licht. So ist eine (allerdings sehr stark nachhinkende) Wirkung vom einen belichteten auf das andere dunkelgehaltene Auge sicher festgestellt (NAHMACHER¹, GRIJNS). Auch die Reizung anderer sensibler Nerven erwies sich als wirksam, so das Aufbinden des Versuchstieres, die Einwirkung von Wärme und von Kälte (HERZOG, GRADENIGO), die Bestrahlung der Rückenhaut (ENGELMANN²), der Einfluß der Jahreszeit. Die Wege der Übertragung sind bis jetzt in keinem Fall bestimmt nachgewiesen, es bleibe deshalb undiskutiert, inwieweit die für einige der Fälle angenommene reflektorische Verknüpfung das Richtige trifft oder aber humorale Einflüsse in Frage kommen.

Curaresierung des Versuchstieres macht keine Änderung der Pigmentstellung und hebt auch die Pigmentreaktion bei Belichtung nicht auf. Dagegen scheint durch einige Protoplasmagifte die Pigmentwanderung verhindert zu werden (DE BONO³), Cocain verlangsamt sie (OVIO⁴), für Santonin ist eine verzögernde Wirkung nur auf die *Rückwanderung* des Pigmentes beobachtet worden (SIVÉN und v. WENDT⁵, FILEHNE⁶).

Besondere Verhältnisse bieten diejenigen Netzhäute, die (wie die vieler Fische und einiger Reptilien) außer dem Pigment noch ein sog. *Guanintapetum* besitzen. Hierunter versteht man Massen einer silberglänzenden, doppeltbrechenden, also krystallinischen Substanz, die zumeist in den oberen Teilen der Netzhaut zwischen den Stäbchenaußengliedern eingelagert sind und entweder aus reinem Guanin (KÜHNE) oder aus Guaninkalk bzw. Guaninammoniak (HORBACZEWSKI⁷) bestehen. Nach Beobachtungen am Auge des Bley kommt auch an diesen Guanineinlagerungen bei Belichtung eine geringe Verschiebung zustande: während sie im Dunkelauge mehr im Mittelbereich zwischen Membr. limit. und Pigmentzellbasis angetroffen werden, erfahren sie unter der Wirkung des Lichtes gewissermaßen eine Expandierung und reichen einerseits näher an die Limitans, andererseits bis fast an den Pigmentzellkern heran. Dies ist vor allem aus den von GARTEN⁸ beigebrachten Polarisationsbildern sehr schön zu ersehen; auch in Abb. 108 ist dieses Verhalten andeutungsweise zu erkennen. Wie entgegen älteren Angaben (ABELSDORFF⁹) ebenfalls von GARTEN, aber auch schon von KÜHNE und SEWALL¹⁰, sowie von EXNER und JANUSCHKE¹¹ gezeigt wurde, weist die Pigmentwanderung in den guaninhaltigen Netzhäuten keinerlei Besonderheit auf, weder in den guaninhaltigen Bezirken selbst, noch in den guaninfreien. Sie erfolgt z. B. bei den Fischen auch quantitativ ganz in der Weise, wie es oben beschrieben wurde.

Über die *Bedeutung* der *retinomotorischen* Wirkungen des Lichtes sind im Laufe der Zeit sehr verschiedenartige Vermutungen geäußert worden. Konnte

¹ NAHMACHER, W.: Über den Einfluß zentr. und reflekt. Opticusreizung. Pflügers Arch. **53**, 375 (1893).

² ENGELMANN, Th. W.: Zitiert auf S. 280, Fußnote 7.

³ DE BONO, zit. nach KRIENES: Samml. zwangl. Abhandlgn. von VOSSIUS II, 2 u. 3 (1877).

⁴ OVIO, G.: Di una speciale azione della Cocain sulle funzione visiva. Ann. Ottalm. **24**, 23 (1895).

⁵ SIVÉN, V. O., u. G. v. WENDT: Über die physiologische Bedeutung des Sehpurpurs. Skand. Arch. Physiol. **14**, 146 (1903).

⁶ FILEHNE, W.: Über die Einwirkung des Santonins und Amylnitrits auf den Sehakt. Pflügers Arch. **80**, 96 (1900).

⁷ HORBACZEWSKI, J.: Über krystallinisches Xanthin und Guanin. Hoppe-Seylers Z. **23**, 226 (1897).

⁸ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 92, Tafel V.

⁹ ABELSDORFF, G.: Physiologische Beobachtungen am Auge des Krokodils. Engelmanns Arch. **1897**, 154.

¹⁰ KÜHNE, W. und H. SEWALL: Zur Physiol. d. Sehepitals, insbesondere der Fische. Heidelberger Unters. **3**, 221. 1880.

¹¹ EXNER, S. und JANUSCHKE, Zitat von S. 274, Fußnote 3.

im großen und ganzen darüber auch wohl kein Zweifel bestehen, daß die Verschiebung der Zapfen und Stäbchen mit der bevorzugten Einstellung bald des einen, bald des anderen „Apparates“ für das von der Glaskörperseite her eintretende Licht gleichbedeutend sei, so herrschte über die Rolle des Pigmentes als einer Isolierschicht zugunsten der strengen Lokalisierung der Lichtreize so lange keine rechte Klarheit, als man den Pigmentmantel sozusagen als ein Attribut des Stäbchenapparates betrachtete. Wie nun GARTEN¹ im Anschluß an eine Berechnung von v. HELMHOLTZ zeigte, kommt, selbst bei Tieren mit großem Öffnungswinkel des eintretenden Lichtes, ein Austritt von Licht aus den Stäbchenaußengliedern in die Umgebung wegen der Totalreflexion im Innern der zylindrischen Gebilde praktisch nicht in Frage. Dagegen können die in das Zapfenellipsoid eingelagerten stark lichtbrechenden Ölkugeln bzw. die ähnlich wirkende Substanz der Ellipsoide selbst Veranlassung zu nennenswerter Lichtzerstreuung geben. Hier also ist ein lichtabsorbierender Mantel vonnöten, und man findet ja in der Tat, daß das Pigment sich bei Einschaltung des Zapfenapparates (im Hellen) so verschiebt, daß die Zapfenaußenglieder von ihm umhüllt und die nach außen sich anschließenden Spalträume zwischen den Stäbchenaußengliedern von ihm angefüllt werden. Daß in reinen Stäbchenretzhäuten (wie beim Hai und Torpedo) das Pigment gänzlich fehlt, kann mit demselben Recht als eine Bestätigung dieser Auffassung betrachtet werden wie die Tatsache, daß bei den reinen Zapfenretzhäuten der Reptilien eine Pigmentwanderung überhaupt nicht vorkommt und die Zapfen dauernd von Pigment umkleidet bleiben. Bemerkenswert ist, daß die Netzhäute der Säugetiere, und vor allem des Menschen, für dessen Auge die gesonderte Zapfen- und Stäbchenfunktion im Sinne der Duplizitätstheorie abgeleitet wurde, weder eine Stäbchen- oder Zapfenbewegung noch eine Pigmentwanderung in irgendwie ausgeprägter Weise zeigen. Der Grundidee der GARTENSchen Anschauung, die hier zur Diskussion steht, tut diese Tatsache keinen Eintrag, da die Zapfenaußenglieder beim Menschen so lang gebaut sind und so hoch stehen, daß das durch ihre Spitze austretende Licht die Stäbchenaußenglieder kaum noch treffen kann.

III. Der Sehpurpur.

Zusammenfassende Darstellungen.

KÜHNE, W.: Unters. physiol. Inst. Heidelberg 1—4 (1878—1882). — KÜHNE, W.: Chemische Vorgänge in der Netzhaut. Hermanns Handb. d. Physiol. 3, 1 (1879). — NAGEL, W. A.: Die Wirkungen des Lichtes auf die Netzhaut. Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen 3, 95—101 (1905). — GARTEN, S.: Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. 3. Kap. 12. (Anhang), 130—208 (1907). — TRENDLENBURG, W.: Die objektiv feststellbaren Lichtwirkungen an der Netzhaut. Asher-Spiros Erg. Physiol. 11, 7—21 (1911).

Unter dem Sehpurpur (oder Sehrot) verstehen wir einen je nach der Tierart roten bis rotviolettten Farbstoff, der sich nach längerem Lichtabschluß in mehr oder weniger reichlicher Menge in den Stäbchenaußengliedern vorfindet und sich bei Belichtung verhältnismäßig rasch verändert. Nachdem ihn schon H. MÜLLER 1851 und LEIDIG 1857 in der Amphibiennetzhaut, M. SCHULTZE 1866 bei der Eule und der Ratte sowie KROHN und HENSEN bei den Cephalopoden beobachtet hatten, wurde seine wichtigste Eigentümlichkeit, nämlich seine *Vergänglichkeit am Lichte*, erst 1876 von BOLL² entdeckt. Die Erwartungen, die man

¹ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. S. 95ff.

² BOLL, F.: Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Sitzgsber. Akad. Wiss. Berlin 23. 11. 1876.

anfangs an diese Entdeckung knüpfte, indem man im Sehpurpur eine der in der Farbentheorie geforderten „Sehsubstanzen“ oder „Komponenten“ vermutete, haben sich bei eingehender Prüfung zwar nicht bestätigt, aber darum blieb das Vorkommen eines leicht nachweisbaren lichtempfindlichen Farbstoffes in der Netzhaut nicht weniger bedeutungsvoll, und es fehlt nicht an Versuchen, ihm in anderer Beziehung eine Rolle im komplizierten Mechanismus des Sehaktes zuzuweisen (vgl. hierzu die Bemerkungen auf S. 267; auch sei auf die in dem Artikel von F. WEIGERT erörterten verheißungsvollen Ansätze zur Entwicklung einer Farbentheorie auf lichtelektrischer Grundlage verwiesen, die möglicherweise zu einer weiteren Klärung dieser Verhältnisse führen).

Soweit stäbchenhaltige Netzhäute in Frage kommen, ist der Sehpurpur in allen Klassen der Tierreihe, von Petromyzon flüviat. aufwärts bis zum Menschen, verbreitet gefunden worden. Allerdings bestehen hinsichtlich des Purpurgehaltes der Netzhäute bedeutende graduelle Unterschiede. Am reichlichsten findet er sich im allgemeinen bei den Fischen und Amphibien; bei den Reptilien ist seine Menge geringer, doch scheint er hier nur in den reinen Zapfennetzhäuten ganz zu fehlen (nach KÖTTGEN und ABELSDORFF¹ z. B. bei Emys europ.). Unter den Vögeln besitzen die Nachttiere mit ihren langen zahlreichen Stäbchen sehr reiche Purpurmengen, eine Ausnahme macht aber z. B. die Nachtschwalbe (KÜHNE). Auch bei zahlreichen Tagvögeln (Bussard, Falke) wurde Purpur gefunden; unsicherer ist der Nachweis nur in jenen Vogelnetzhäuten, die neben wenig zahlreichen Stäbchen vorwiegend Zapfen mit eingelagerten farbigen Ölkugeln führen. Hier können kleine Purpurmengen leicht unmerklich werden, und die z. B. für die Taubennetzhaut vorliegenden negativen Befunde sind, wie TRENDELENBURG² meint, vielleicht aus solchen Beobachtungsschwierigkeiten zu erklären, zumal da die Stäbchenaußenglieder nach HNO₃-Behandlung deutlich gelb gefärbt erscheinen (VAN GENDEREN-STORT³). Bei den Säugetieren ist der Sehpurpur in den Netzhäuten sicher nachgewiesen, insbesondere auch bei den Primaten und beim Menschen (WELPONER⁴, KÜHNE, SCHMIDT-RIMPLER⁵). Auch für die menschliche Netzhaut stimmen die Angaben der Autoren dahin überein, daß nur die stäbchenführenden Netzhautteile purpurhaltig sind, während in der Fovea der Sehpurpur fehlt (KÜHNE⁶, DONDERS, NETTLESHIP⁷). Die rote Färbung beginnt nach KÜHNE im Randbezirk des gelben Fleckes und nimmt mit der Zunahme der Stäbchenzahl nach der Peripherie hin zu. In allen erwähnten Fällen wurde die Prüfung auf den Purpurgehalt durch direkte Beobachtung der aus dem dunkeladaptierten Auge isolierten Netzhaut vorgenommen. Wo dieses Verfahren nicht zur Entscheidung führte, wurde auch die Herauslösung des Sehpurpurs mittels gallensaurer Salzlösungen versucht (KÜHNE, TRENDELENBURG). Ophthalmoskopisch ist der Sehpurpur nur in besonders günstig liegenden Fällen nachweisbar, mit Sicherheit nur dann, wenn ein undurchsichtiges weißes Tapetum hinter der Stäbchenschicht liegt und die Eigenfarbe der äußeren Augenschichten verdeckt. Bei Augen ohne Tapetum gelingt die Purpurbeobachtung nur bei aus-

¹ KÖTTGEN, E., u. G. ABELSDORFF: Absorption und Zersetzung des Sehpurpurs bei den Wirbeltieren. Z. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **12**, 161 (1896).

² TRENDELENBURG, W.: Vorkommen von Sehpurpur usw. Engelmanns Arch. **1904**, Suppl., S. 228.

³ VAN GENDEREN-STORT, H.: Form- und Ortsänderung der Netzhautelemente. Graefes Arch. **33** (1887).

⁴ FUCHS, E. (gemeinsam mit Dr. WELPONER): Zur Farbe der Netzhaut. Wien. med. Wschr. **1877**, Nr. 10, 221.

⁵ SCHMIDT-RIMPLER, H.: Sehrot bei einem Amaurotischen usw. Med. Zbl. **1877**, 401.

⁶ KÜHNE, W.: Über das Vorkommen des Sehpurpurs. Zbl. med. Wiss. **1877**, 257.

⁷ NETTLESHIP, W.: Observations of visual purple etc. J. of Physiol. **2**, 38 (1879).

gebluteten Tieren und nachträglicher Ringerspülung des Gefäßsystems. Auf diese Weise konnte von HELFREICH¹ sowie von DIETEL und PLENK² der Purpur im Kaninchenauge mittels des Augenspiegels beobachtet und von GARTEN auch seine Bleichung bis ins einzelne verfolgt werden. Über die entoptische Sichtbarkeit des Schpurgurs liegt die Angabe vor (TAIT³, BOLL⁴, EWALD⁵), daß man des Morgens beim Erwachen auf der Fläche der weißen Zimmerdecke um das Projektionsbild des gelben Fleckes einen rosenroten Hof wahrnehmen könne.

Ob der bei den verschiedenen Tieren in der Netzhaut nachweisbare lichtempfindliche rote Farbstoff wirklich durch die ganze Tierreihe hindurch derselbe ist, ist noch unentschieden. Die auf KROHN zurückgehende und von KRUKENBERG⁶ bestätigte Beobachtung, daß sowohl die rote Farbe in der Cephalopodenretzhaut als auch das im Insektenauge enthaltene rote Pigment (KÜHNE) gegen Licht außerordentlich resistent, mit dem sonst vorkommenden Schpurgur also nicht identisch sei, kann nach den neueren Befunden von v. HESS⁷, wenigstens für die Cephalopoden, als irrtümlich bezeichnet werden. Auf der anderen Seite gehen alle Beobachtungen übereinstimmend dahin, daß die Netzhäute der Fische sowie der Eule, des Menschen und des Schafes bei optimaler Konzentration des Purpurs deutlich rotviolett aussehen, während die Netzhäute der Amphibien sowie der übrigen bis jetzt untersuchten Vögel und Säugetiere den Stich ins Bläuliche stets vermissen lassen und vielmehr in einem schwach gelblichen Rot erscheinen. Der Versuch einer chemischen Differenzierung dieser beiden Purpurarten gegeneinander wäre vorerst noch aussichtslos, da die chemische Aufklärung des Purpurmoleküls überhaupt noch keineswegs abgeschlossen ist.

Über die allgemeinen Eigenschaften dieses eigentümlichen Farbstoffes haben die eingehenden Forschungen KÜHNES und seiner Mitarbeiter⁸ einigen Aufschluß gegeben. Der Schpurgur wird bei einer Temperatur von 76° C in sehr kurzer Zeit vollkommen entfärbt; bei Temperaturen zwischen 65 und 70° erfolgt die Bleichung langsamer und durchläuft ein gelbes Zwischenstadium; unter 51° erleidet er keine Farbtonänderung. An chemischen Agentien bleichen den Schpurgur augenblicklich: die meisten Säuren und ätzenden Alkalien. Alkohol, Äther, Chloroform, Terpentinöl, Chlor, Jod, Brom. Als wirkungslos dagegen erwiesen sich: kohlen-saures Alkali, Ammoniak, Kochsalz bei beliebiger Konzentration, Schwefelwasserstoff, Schwefelkohlenstoff, Eisen- und Zinksulfat, Fette und Balsame, Benzol, Harnstoff sowie die Santonsäure und ihre Salze. Auch der Trypsinverdauung und der Wirkung der Fäulnis widersteht nach KÜHNES Angaben der Schpurgur. Da er auch durch starke Oxydations- und Reduktionsmittel wie Wasserstoffsuperoxyd und Ozon nicht verändert wird (nach DRESER⁹ wird er allerdings durch Osmiumtetroxyd und Kaliumpermanganat angegriffen), so halten KÜHNE und EWALD den natürlichen Bleichungsvorgang weder für einen Oxydations- noch für einen Reduktionsvorgang, sondern denken eher an eine Wasserentziehung unter Denaturierung. Über die Berechtigung dieser Auffassung kann auch heute noch nicht endgültig entschieden werden.

Das einzige Mittel, in dem der Schpurgur gelöst werden kann, ist die Galle, und zwar das gallensaure Alkali (KÜHNE). Man muß annehmen, daß der Farbstoff sich hier entweder selbst in kolloidaler Lösung befindet oder an ein Kolloid adsorbiert ist, da er nicht aus der Lösung herausdialysiert, sondern, während das Lösungsmittel verschwindet, in Form einer krümeligen purpurnen Masse zurückbleibt. Im gleichen Sinne spricht auch die Unlöslichkeit des Schpurgurs nach Eintritt der Totenstarre sowie die Möglichkeit, ihn durch Einlegen der Netzhaut in 10proz. NaCl-Lösung gallenlöslich zu erhalten. Ob es richtig ist, auf Grund dieser Beobachtung einen *myosinartigen* Körper als Vehikel des Schpurgurs anzunehmen, wie KÜHNE dies tut, bleibt fraglich. Bei der Herstellung der gallensauren Purpurlösung

¹ HELFREICH, H.: Ophthalmologische Mitteilung über den Purpur der Retina. Med. Zbl. 1877, 113.

² DIETEL u. PLENK: Untersuchungen über die Wahrnehmbarkeit des Schpurgurs mit dem Ophthalmoskop. Med. Zbl. 1877, 273.

³ TAIT: Note on a singular property of the retina. Proc. roy. Soc. Edinb. 7, 605 (1871/72).

⁴ BOLL, F.: Zitiert auf S. 282, Fußnote 2.

⁵ EWALD, A.: Über die entopt. Wahrnehmung der Mac. lut. und des Schpurgurs. Heidelberg. Unters. 2, 241 (1879).

⁶ KRUKENBERG, C. FR. W.: Über die Stäbchenfarbe der Cephalopoden. Heidelberg. Unters. 2, 58 (1879).

⁷ v. HESS, C.: Über das Vorkommen des Schpurgurs bei Cephalopoden. Zbl. Physiol. 16, 91 (1902).

⁸ KÜHNE, W.: Heidelberg. Unters. 1878—1882.

⁹ DRESER, H.: Zur Chemie der Netzhautstäbchen. Z. Biol. 22, 23 (1886).

benutzt man nach KÜHNE und TRENDLENBURG¹ die erwähnte Wirkung der 10proz. NaCl-Lösung mit Vorteil, indem man die Netzhäute nach der Alaunisierung in eine solche Lösung bringt. Nach den übereinstimmenden Erfahrungen der Autoren scheint der Sehpurpur durch die Auflösung in gallensauren Alkalien seine allgemeinen Eigenschaften, insbesondere sein Verhalten gegen Belichtung *in keiner Weise* zu verändern. Auch ist er in der Lösung, vor Licht geschützt, ziemlich lange unverändert haltbar².

Die genaue *physikalische* Charakterisierung des Sehpurpurs als eines lichtempfindlichen Farbstoffes wurde auf Grund *spektroskopischer* Untersuchung während der Bleichung möglich. Solche schon von KÜHNE angestellte Untersuchungen führten zu dem Ergebnis, daß man bei den in der Tierreihe vorkommenden Purpurarten nach den Verhältnissen ihrer Absorption (ebenso wie nach dem makroskopischen Aussehen des Farbstoffes) *zwei Typen* unterscheiden kann, von denen der eine sein Absorptionsmaximum im Gelbgrün (etwa bei 540μ), also deutlich näher dem langwelligen Ende des Spektrums hat als der andere, dessen Absorptionsmaximum im Blaugrün (etwa bei 500μ) liegt. Entsprechend reicht die Absorption der zweiten Purpurart erheblich weiter in den kurzwelligen Teil des Spektrums hinein als die der ersten. Zu den gleichen Feststellungen gelangten später (s. Tabelle 1) KÖTTGEN und ABELSDORFF³ auf Grund spektrophotometrischer Messungen an Purpurlösungen (s. auch KÖNIG⁴) sowie GARTEN auf spektrophotographischem Wege auch an frischen Dunkelnetzhäuten selbst. Nach KÖNIGS Messungen am menschlichen Sehpurpur würde dieser dem *zweiten Typus* zuzurechnen sein.

Tabelle 1.

Wellenlängen	Mensch	Säugetiere	Vögel	Amphibien	Fische
700	—	0,0082	—	0,0046	0,0019
680	—	0,0036	0,0009	—	0,0077
660	—	0,0022	—	—	0,0155
640	—	0,0098	0,0248	0,0027	0,0466
620	—	0,0146	0,0355	0,0059	0,1107
600	0,0223	0,0362	0,0361	0,0275	0,2308
580	0,0876	0,0610	0,0819	0,0672	0,3591
560	0,1292	0,1922	0,2027	0,2022	0,4699
540	0,3378	0,3393	0,3496	0,3511	0,5043
520	0,4365	0,4694	0,4706	0,4766	0,4635
500	0,5285	0,5097	0,5037	0,5047	0,3647
480	0,4558	0,4419	0,4495	0,4424	0,1724
460	0,3451	0,2656	0,2796	0,2718	0,0237
440	0,1807	0,0916	0,1158	0,0984	0,0009
420	—	0,0100	0,0006	—	—

¹ TRENDLENBURG, W.: Quantitative Untersuchungen über die Bleichung des Sehpurpurs in monochromatischem Licht. Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **37**, 1 (1904); s. auch Zbl. f. Physiol. **17**, 720 (1903).

² Bei der Herstellung der Sehpurpurlösungen in Cholatlösung verfährt S. HECHT [J. gen. Physiol. **3**, 1 (1920)] neuerdings so, daß er die Netzhäute von 30 gut dunkelgehaltene Warmfröschen *möglichst pigmentfrei* isoliert und zunächst, in physiologischer Kochsalzlösung aufgeschwemmt, 30 Minuten lang zentrifugiert. Nach Entfernung der NaCl-Lösung setzt er 5–20 ccm einer 3–4proz. Lösung von gallensauren Salzen zu, extrahiert $\frac{1}{2}$ Stunde oder länger und zentrifugiert abermals. Die überstehende Flüssigkeit ist dann eine klare Sehpurpurlösung, die sich auf Eis 1 Woche und länger unzersetzt hält und unverdünnt oder nach Zusatz von Wasser oder Gallensalzlösung zu quantitativen Bleichungsversuchen benutzbar ist. Alle Manipulationen sind im Dunkelmzimmer bei schwacher Rubinglaslampe (10 Watt) auszuführen, der Sehpurpur aber auch diesem Licht nur möglichst wenig auszusetzen. Wegen der mangelhaften Reinheit der käuflichen gallensauren Salze empfiehlt es sich, nur eigens hergestellte, ganz reine Präparate zu verwenden, die in Wasser eine absolut farblose Lösung geben.

³ KÖTTGEN, E., u. G. ABELSDORFF: Zitiert auf S. 283, Fußnote 1. Siehe auch: Die Arten des Sehpurpurs in der Wirbeltierreihe. Sitzgsber. Akad. Wiss. zu Berlin **38**, 25. Juli 1895.

⁴ KÖNIG, A.: Über den menschlichen Sehpurpur und seine Bedeutung für das Sehen. Sitzgsber. Akad. Wiss. zu Berlin **30**, 577 (1894).

Hinsichtlich der bei der Bleichung sich bildenden Produkte bestehen zwischen den Angaben der Autoren gewisse Widersprüche. Während KÜHNE gefunden hatte, daß die Purpurbleichung über ein gelbes Zwischenprodukt verlaufe, das sog. *Schgelb*, das dann erst bei weiterer Belichtung langsam farblos werde und in das *Schweiß* übergehe, leugneten KÖTTGEN und ABELSDORFF¹ die Entstehung eines gelben Farbstoffes. Nach ihren Beobachtungen bleibt das Absorptionsmaximum, während der Purpur ausbleicht, unverändert an derselben Stelle und damit auch der Farbton der Lösung bei abnehmender Sättigung qualitativ der gleiche. Diese Angabe stützt sich auf Untersuchungen am Sehpurpur des Affen, des Kaninchens, der Schleiereule, des Frosches und des Bley.



Abb. 111. Von oben nach unten: Absorptionsspektrum einer 4proz. Natriumglykohlatlösung, sodann des ungebleichten, endlich des gebleichten Sehpurpurs in eben diesem Lösungsmittel. [Nach S. GARTEN: Graefes Arch. 63 (1906). Tafel XII, Fig. 12.]

Die Entscheidung dieser Alternative und zugleich die Möglichkeit einer Erklärung für die früheren widersprechenden Befunde haben die neueren Untersuchungen GARTENS² gebracht. Wie aus beistehender, von GARTEN stammender Abb. 111 in Übereinstimmung mit den alten Angaben KÜHNES einwandfrei zu ersehen ist, *bleibt das Absorptionsspektrum von Sehpurpurlösungen während der Bleichung in seiner relativen Abstufung keineswegs unverändert*, sondern es geht mit der Abnahme der Absorption im Bereich der mittleren Wellenlängen eine *Absorptionszunahme im kurzwelligen Teil* des Spektrums Hand in Hand. Hiermit ist auch bewiesen, daß das makroskopisch zum Vorschein kommende *Schgelb* nicht fertig gebildet in der Netzhaut liegen kann und erst bei der Bleichung des leuchtenderen Purpurs sichtbar wird, sondern daß es aus dem Sehpurpur bei dessen Bleichung frisch entsteht. Auch auf spektrophotometrischem Wege konnte GARTEN die beschriebene Absorptionsänderung am Sehpurpur des Bley, der Eule und des Kaninchens nachweisen. In das objektive Spektrum gebrachte isolierte Netzhäute zeigen ganz das gleiche Verhalten wie die Purpurlösungen, und es gelang sogar, die Entstehung des Schgelbes durch Beobachtung mit dem Spiegel im Auge des lebenden Tieres (beim Frosch und, wegen des Guanin-

¹ KÖTTGEN, E., u. G. ABELSDORFF: Zitiert auf S. 283, Fußnote 1.

² GARTEN, S.: Die Veränderungen des Sehpurpurs durch Licht. Graefes Arch., 63, 112 (1906).

tapetums besonders überzeugend, beim Bley) zu verfolgen. Nach GARTENS Angabe muß hierbei der (von KÖTTGEN und ABELSDORFF offenbar nicht beobachtete) Kunstgriff angewendet werden, die Belichtung des zuvor gut dunkel gehaltenen Auges sehr stark zu wählen, damit die Bleichung steil verläuft und zu nennenswerter Purpurregeneration (s. unten) keine Zeit bleibt. Bei zu allmählicher Bleichung konnte auch GARTEN das Auftreten von Sehgelb nicht bemerken. Inwieweit diese Befunde auf den Menschen übertragen werden dürfen, ist noch nicht zu sagen; die hierzu vorliegenden Beobachtungen von KÖNIG (s. auch bei TRENDLENBURG) sprechen zum mindesten für das Vorkommen des Sehgelbes auch beim Menschen. Neuerdings ist die Bleichung nicht reversibler Sehpurpurlösungen von HECHT¹

Tabelle 2. Verlauf der Sehpurpurbleichung durch Licht.

Zeit in Minuten	Beobachtete Konzentration	$K = \frac{1}{t} \log \frac{a}{a-x}$	Berechnete Konzentration
0	100	—	—
6	65	0,031	66
12	42	0,031	44
18	25	0,033	29
24	20	0,029	19
30	15	0,027	13
36	10	0,028	8
46	0	—	—

Mittel: 0,030

messend verfolgt und dabei festgestellt worden, daß die Konzentrationsabnahme des Purpurs nach der Kurve der monomolekularen Reaktion ohne meßbare Latenz der Lichtwirkung und ohne Nachwirkung der unterbrochenen Belichtung unter Bildung zweier Zersetzungsprodukte entsprechend der Formel $S \rightleftharpoons P + A$ erfolgt. Der quantitative Verlauf eines solchen Bleichungsversuches ist aus bestehender Tabelle 2 zu ersehen. Interessanterweise wurde der Temperaturkoeffizient dieser Reaktion $Q_{10} = 1,0$ gefunden (untersucht im Bereich zwischen $+5^\circ$ und $+36^\circ$), was besagt, daß der zeitliche Verlauf der Purpurbleichung bei den verschiedenen Temperaturen bis hinauf zur Warmblütertemperatur unter sonst gleichen Bedingungen auf derselben Exponentialkurve liegt. Dies zeigt Tabelle 3 (in der aus äußeren Gründen nur die drei Werte innerhalb derselben Reihe untereinander vergleichbar sind). Da die Lösung der gallensauren Salze in diesen Versuchen an sich ganz farblos war, so darf die vom Autor beobachtete gelbe Verfärbung der bleichenden Purpurlösung sicher auf die Bildung von Sehgelb bezogen werden.

Tabelle 3. Temperatureinfluß auf die Sehpurpurbleichung.

Temperatur in Celsius	$K = \frac{1}{t} \log \frac{a}{a-x}$	
	Reihe 1	Reihe 2
5,2	0,039	0,031
20,0	0,035	0,031
36,1	0,036	0,033

Hinsichtlich der *Lichtempfindlichkeit des Sehgelbs* liegt schon von KÜHNE die Angabe vor, daß sie ganz erheblich geringer sei als die des Sehpurpurs. Das Sehgelb bedarf auch bei kräftiger Belichtung unverhältnismäßig langer Zeiten, bis es, etwa in der isolierten Netzhaut, unmerklich wird. Dies illustrieren z. B. die Angaben GARTENS², wonach eine in weißem Porzellanschälchen diffusum hellem Tageslicht ausgesetzte isolierte Froschnetzhaut nach 5 Sekunden eine höchstens noch spurweise Rötlichkeit ihres gelben Farbtones, nach 15 Sekunden sicher keine Spur von Rötlichkeit mehr erkennen ließ, während selbst nach 30 Minuten noch ein Hauch ungesättigter Gelblichkeit zu bemerken war. Daß der Sehpurpur bzw. das Sehgelb bei der Bleichung nicht restlos verschwindet,

¹ HECHT, S.: Photochemistry of visuel purple; I u. II. J. gen. Physiol. **3**, 1, 285 (1921).

² GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 162.

geht aus Beobachtungen über die *Fluoreszenzänderung* der Netzhaut im Verlaufe der Ausbleichung hervor. Die purpurhaltige Dunkelnethaut fluoresciert im ultravioletten Licht schwach bläulich-weiß, bei der Bleichung geht diese Fluoreszenz zunächst verloren, kehrt aber nach völliger Ausbleichung in anderer Qualität als eine kräftig grün-weiße Fluoreszenz wieder (KÜHNE). In Purpurlösungen wurde ein entsprechendes Verhalten beobachtet und vor allem auch festgestellt (NAGEL und HIMSTEDT¹), daß die Lösung des gallensauren Salzes zwar selbst schwach fluoresciert, doch so, daß sie den an der Purpurlösung auftretenden Effekt sicher nur ganz unwesentlich zu beeinflussen vermag. Die Verhältnisse würden demnach so liegen, daß mit dem Sehpurpur eine deutlich fluorescierende Substanz verschwindet und im Sehgelb eine nicht fluorescierende Substanz bildet, die ihrerseits aber wieder stark fluorescierende Stoffe liefert.

Bei lokaler Belichtung der Netzhaut bleibt die bleichende Wirkung streng auf die belichteten Bezirke beschränkt, so daß es möglich ist, Purpuropogramme (KÜHNE) zu erzeugen. Wie GARTEN gezeigt hat, lassen sich solche Optogramme durch Behandeln der Netzhaut mit Platinchlorid, welches den Sehpurpur nach den Feststellungen STERN² in ein praktisch lichtbeständiges, intensiv orangefarbenes Produkt überführt, für einige Zeit haltbar machen. Abb. 112 stellt in etwa $3\frac{1}{2}$ -facher Vergrößerung die Photographie einer Froschnetzhaut dar, auf der in situ für einige Minuten das Bild eines aus fünf leuchtenden Streifen bestehenden Objektes entworfen worden war. Nach der Isolierung wurde die Netzhaut auf einem kleinen Porzellanknopf ausgebreitet und mit Platinchloridlösung behandelt. Die Falte am zweiten Streifen von rechts entspricht der Gegend der Sehnerveneintrittsstelle.



Abb. 112. (Nach S. GARTEN: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O.)

Die Frage, ob der Sehpurpur bei Einwirkung monochromatischen Lichtes verschiedener Wellenlänge in qualitativ verschiedener Weise ausbleicht, wird von den Untersuchern nicht übereinstimmend beantwortet. Während BOLL angibt, daß rotes Licht den Purpur gegen Bräunlich, blaues gegen Rosa hin verfärbt, und KÜHNE beobachtete, daß der Purpur im gelbgrünen Licht zu Gelb und im blauen oder violetten Licht zu einem matten Rosa ausbleicht, bestreitet NAGEL³ auf Grund gemeinsam mit PIPER unternommener Versuche jegliche Verschiedenheit der vom Purpur durchlaufenen Farbenskala, gleichviel ob lang- oder kurzwelliges Licht zur Bleichung benutzt wurde. Hierzu ist zu bemerken, daß nach den allgemeinen Gesetzen der Pigmentbleichung durch monochromatisches Licht⁴, zumal wenn ein farbiges Zwischenprodukt zur Bildung kommt, theoretisch eine qualitativ verschiedene Art der Purpurbleichung wohl zu erwarten war. GARTEN⁵ konnte späterhin ein Beobachtungsmaterial vorlegen, aus dem die widersprechenden Befunde der früheren Untersucher einigermaßen verständlich werden. Wie GARTEN wahrscheinlich macht, spielen auch hier die Vorgänge einer gleichzeitig ablaufenden Purpuregeneration aus dem zunächst gebildeten Sehgelb eine wesentlich komplizierende Rolle, was bei der relativ langsamen Bleichung im Blau oder Violett verhältnismäßig stärker zur Geltung komme als bei der rascheren Bleichung im Gelbgrün. Ob der Gedanke einer nennenswerten Purpuregeneration gerade im kurzwelligen, also vom Sehgelb stark absorbierten Lichte sehr glücklich ist, bleibt allerdings frag-

¹ NAGEL, W. A., u. F. HIMSTEDT: Versuche über die Reizwirkung verschiedener Strahlenarten auf Menschen- und Tieraugen. Festschr. d. Univ. Freiburg z. Reg.-Jubil. d. Großherzogs Friedrich v. Baden, S. 257. Freiburg 1902.

² STERN, R.: Über Sehpurpurfixation. Graefes Arch. **61**, 561 (1905).

³ NAGEL, W. A.: Die Wirkungen des Lichtes auf die Netzhaut. Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen **3**, 99 (1905).

⁴ WIENER, O.: Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Anpassung in der Natur. Ann. Physik, N. F. **55**, 225 (1895).

⁵ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 202 ff.

lich; er ist nur unter der Annahme verständlich, daß das Sehgelb *praktisch lichtunempfindlich* ist, und GARTEN bringt in der Tat eine Reihe von Beobachtungen bei, die dafür sprechen, daß eine unmittelbare Bleichung des Sehgelb zu farblosen Produkten überhaupt wohl nicht in Frage kommt, sondern daß diese *nur* über regenerierten Sehpurpur verläuft¹.

Die *Geschwindigkeit* der Purpurbleichung in den verschiedenen Teilen des sichtbaren Spektrums ist natürlich verschieden. KÜHNE fand die Bleichung am schnellsten im Gelbgrün, dann im Grün, Blau, Grüngelb, Gelb, Violett, Orange, Rot. Die enge Beziehung der hier bestehenden quantitativen Abstufungen zu den Verhältnissen der Lichtabsorption im Sehpurpur ist ersichtlich, und KÖNIG² war der erste, der in ausführlichen Tabellen die weitere Brücke zum Reizwert der einzelnen Strahlungen bei ihrer Einwirkung auf das dunkeladaptierte Auge des Trichromaten bzw. das Auge des Totalfarbenblinden schlug. Besonders wertvoll sind in dieser Hinsicht die sorgfältigen messenden Versuche von TRENDELENBURG³ geworden, durch die der Beweis für die

Proportionalität zwischen dem Reizwert der verschiedenen homogenen Lichter auf das dunkeladaptierte Auge (ihrem „Dämmerungswert“) und ihrer bleichenden Wirkung auf den Sehpurpur (ihrem „Bleichungswert“) unmittelbar erbracht wurde. TRENDELENBURG ging so vor, daß er von je zwei Sehpurpurproben die eine immer vom Lichte der Wellenlänge 589 $\mu\mu$, die andere von einem anderen (kürzerwelligen) Lichte desselben Dispersionsspektrums bestrahlen ließ und nach be-

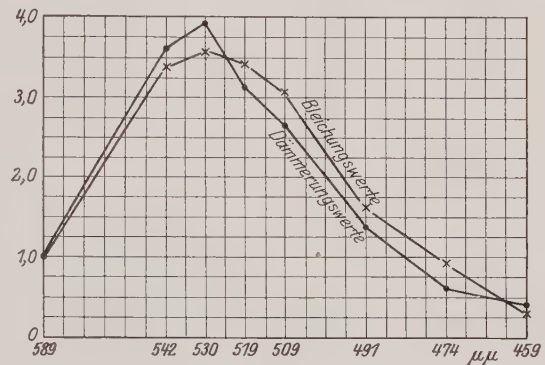


Abb. 113. [Nach W. TRENDELENBURG, Zbl. Physiol. 17, 720 (1903).]

bestimmter Zeit die Absorptionsverminderung spektrophotometrisch verglich. Der reziproke Wert der so ermittelten Bleichungszeiten, d. h. der Zeiten, die bei den verschiedenen Wellenlängen zu gleich starker Absorptionsverminderung führten, gab die relativen Bleichungsgeschwindigkeiten oder *Bleichungswerte*, die, auf den entsprechenden Wert des Natriumlichtes als die Einheit bezogen, mit den *Dämmerungswerten* derselben Lichter sehr nahe übereinstimmen. Beifolgende Tabelle 4 zeigt die gewonnenen Werte, die in Kurvenform das in Abb. 113 gegebene Bild liefern.

Tabelle 4.

Wellenlänge ($\mu\mu$) . . .	589	542	530	519	509	491	484	459
Bleichungswerte . . .	1	3,40	3,62	3,45	3,09	1,69	0,975	0,299
Dämmerungswerte . .	1	3,62	3,91	3,18	2,57	1,42	0,621	0,346

Die Verwertung dieser Tatsachen für die Theorie des Sehens kann hier unerörtert bleiben, da sie an einer anderen Stelle dieses Handbuches ausführlich zur Sprache kommt. Es sei nur kurz darauf hingewiesen, daß die Feststellung, wonach die erregende Wirkung des Lichtes unter den Bedingungen des Dämmerungssehens der absorbierten Lichtmenge bzw. der Geschwindigkeit der Purpurbleichung proportional verläuft, es nahelegt, in dem Sehpurpur einen „Sensibili-

¹ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 202ff.

² KÖNIG, A.: Zitiert auf S. 285, Fußnote 4.

³ TRENDELENBURG, W.: Zitiert auf S. 285, Fußnote 1.

sator“ der Netzhaut zu erblicken, insofern freilich einen Sensibilisator eigener Art, als er im Lichte selbst eine Zerstörung erfährt und die entstehenden Produkte für die Reizwirkung, wie es scheint, maßgebend sind. Da der Sehpurpur in seinem Vorkommen an die Stäbchen der Netzhaut gebunden ist, so kann in den beschriebenen Ergebnissen eine wesentliche Stütze der Duplizitätstheorie (PARINAUD, v. KRIES) gegeben sein. In dieselbe Richtung scheint die weitere Erfahrung zu weisen, daß der zeitliche Verlauf der Dunkeladaptation des menschlichen Auges den für die Regeneration des Sehpurpurs bei Tieren ermittelten Zeiten im großen und ganzen parallel geht. Inwieweit die Angabe HECHTS¹, daß die Dunkeladaptation der Netzhautperipherie der Isotherme einer bimolekularen Reaktion folge, mit der Regeneration des Sehpurpurs in Beziehung zu bringen ist, ist vor der Hand nicht zu sagen; hinsichtlich des Adaptationsverlaufes der *Fovea centralis* ist HECHT² zu entsprechenden Feststellungen gelangt. Entgegen der soeben skizzierten Vorstellung, daß der Sehpurpur im Sinne der Duplizitätstheorie nur unter den Verhältnissen des Dämmerungsschens eine Rolle spiele, ist geltend gemacht worden (HERING³), daß der *Purpurumsatz* beim Hellsehen möglicherweise viel größer sei als beim Dämmerungssehen und daß hierin vielleicht das Wesentliche seiner Bedeutung als „Empfangsstoff“ liege. Hierzu würde die Beobachtung BAUERS⁴ passen, daß ein gesteigerter *Purpurverbrauch* (beim Frosch) von einer allmählichen Steigerung der *Purpurneubildung* gefolgt ist, so daß diese mit dem Verbrauch schließlich gleichen Schritt hält und die beim Übergang von dunkel zu hell zunächst ausbleichende Netzhaut im lebenden Tier *sich während der Belichtung allmählich wieder rot färbt*. Auch GARTEN⁵ vertritt die Meinung, daß selbst bei guter Tagesbeleuchtung im Zimmer infolge dauernder Regeneration noch Purpur in der Netzhaut vorhanden sein dürfte. Wegen der Frage nach der Bedeutung, die dem Sehpurpur im Rahmen der modernen Farbentheorien auf lichtelektrischer Grundlage zufallen könnte, sei auf das Kapitel über Licht- und Farbensinn verwiesen.

Über die Bedingungen und den zeitlichen Verlauf der *Sehpurpuregeneration* verdanken wir KÜHNE die wesentlichen Feststellungen, die durch spätere Beobachter (ABELSDORFF, GARTEN) nur in Einzelheiten noch weiter ausgebaut wurden. Zweifellos handelt es sich um einen sehr träge verlaufenden Prozeß. Nach vollständiger Ausbleichung wurde die volle Regeneration des Sehpurpurs bei den verschiedenen Tierarten zu etwas verschiedener Zeit beendet gefunden: bei Fischen schon nach 40 Minuten, beim Krokodil nach etwa 1 Stunde, beim Frosch noch später. Natürlich spielt hier die Temperatur eine wesentliche Rolle⁶. Beim Kaninchen fand man nach Aufenthalt an der Sonne bei künstlich erweiterten Pupillen die erste Spur von Sehpurpur nach 5 Minuten Dunkelaufenthalt, die volle Regeneration war nach 35–40 Minuten erreicht⁷.

Während die *Purpuregeneration* beim Warmblüter (nach KÜHNE auch bei einigen Fischen) an das Erhaltensein der Zirkulation gebunden ist, tritt sie beim Poikilothermen im allgemeinen auch im isolierten Bulbus noch ein. Eine

¹ HECHT, S.: Human retinal adaptation. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **6**, 112 (1920).

² HECHT, S.: The nature of foveal dark adaptation. J. gen. Physiol. **4**, 113 (1921).

³ HERING, E.: Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. **1**, Kap. 12 (1908).

⁴ BAUER, V.: Über das Verhalten des Sehpurpurs beim Tagesssehen. Pflügers Arch. **141**, 479 (1911).

⁵ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 191.

⁶ GATTI, A.: Über die Regeneration des Sehpurpurs. Zbl. f. Physiol. **11**, 461 (1897) u. Arch. ital. de Physiol. **28**, 47 (1897).

⁷ AYRES, W. C., u. W. KÜHNE: Über die Regeneration des Sehpurpurs beim Säugetier. Heidelberg. Unters. **2**, 215 (1879).

maßgebende Bedeutung kommt dabei, hier wie dort, dem retinalen Pigmentepithel zu¹ (*nicht* dem *Pigment*, da die Regeneration auch bei Albinos sich vollzieht). So kommt z. B. selbst an der isolierten Froschnetzhaut nach vollkommener Ausbleichung eine Regeneration zustande, wenn die Netzhaut in den (das Pigmentepithel enthaltenden) Augenbecher zurückgelegt und so einige Zeit im Dunkeln gehalten wird. Am Säugetierauge konnte ANDOGSKY² zeigen, daß schon bei fehlender Berührung zwischen Netzhaut und Pigmentzellen, z. B. nach künstlicher lokaler Netzhautablösung, die Purpurneubildung in den betreffenden Bezirken *vollständig ausbleibt*. Die Rolle des Pigmentepithels wird wohl allgemein in einer *Sekretion* gewisser Stoffe gesehen, die an die Stäbchen abgegeben werden und dort zur Purpurbildung führen. Näheres über diesen Vorgang und die Natur der sezernierten Stoffe ist nicht bekannt; es könnte sich um die Abgabe einer Purpurvorstufe an die Stäbchen handeln, auch an einen Fermentprozeß ist gedacht worden. Nach KÜHNES³ Ansicht kann die Purpurneubildung („Rhodogenese“) in verschiedener Weise erfolgen, nämlich sowohl aus ganz frischem Material („Neogenese“) als auch unter Mitverwendung der noch in den Stäbchen liegenden Zerfallsprodukte („Anagenese“). Ob die Regeneration des Purpurs in der *scheinbar* ganz pigmentepithelfrei isolierten Frosch- oder Fischnetzhaut sowie in Purpurlösungen auf unmerkliche (pigmentfreie) Epithelreste zu beziehen ist oder ob, wie GARTEN⁴ meint, aus den Sehgelbmolekülen sich hier in reversibler Weise, d. h. ohne Mitwirkung von Epithelbestandteilen, neue Sehpurpurmoleküle bilden können, ist noch nicht sicher zu entscheiden. Die Vorstellung der sekretorischen Tätigkeit des retinalen Pigmentepithels erhielt durch den Nachweis, daß Pilocarpin die Purpuregeneration beschleunigt, eine gewichtige Stütze; allerdings erwies sich Atropin im umgekehrten Sinne als unwirksam. Für das Cocain⁵ und das Santonin⁶ wird eine die Purpurneubildung hemmende Wirkung angegeben.

¹ EWALD, A., u. W. KÜHNE: Untersuchungen über den Sehpurpur. Heidelberg. Unters. **1**, 218 (1877).

² ANDOGSKY, N.: Über das Verhalten des Sehpurpurs bei Netzhautablösung. Graefes Arch. **44**, 404 (1897).

³ KÜHNE, W.: Unters. physiol. Inst. Heidelberg **1**, 15 (1878); s. auch A. EWALD u. W. KÜHNE: a. a. O.

⁴ GARTEN, S.: v. Graefe-Saemischs Handb. d. ges. Augenheilk. a. a. O. S. 203.

⁵ OVIO, G.: Di una speciale Azione della Cocain sulla funzione visiva. Ann. Ottalm. **24**, 23 (1895).

⁶ SIVÉN, V. O., u. G. v. WENDT: Zitiert auf S. 281, Fußnote 5, und V. O. SIVÉN: Studien über die Stäbchen und Zapfen als Vermittler von Farbenempfindungen. Skand. Arch. f. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **17**, 306 (1905); s. aber auch M. KNIES: Über die Farbensinnstörung durch Santonin usw. Z. f. Augenheilk. **37**, 252 (1898).

Das Kapitel

Elektrische Erscheinungen am Auge

kommt in die zweite Hälfte des Bandes.

,

Licht- und Farbensinn.

Licht- und Farbensinn.

Von

ARMIN TSCHERMAK

Prag.

Mit 62 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

ABNEY, W.: Colour Vision. Tyndall-lectures. London 1895 — Researches in colour vision and the trichromatic theory. London 1913. — AUBERT, H.: Physiologie der Netzhaut. Breslau 1865 — Physiologische Optik. Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilk., 1. Aufl., 2 II, 393. Leipzig 1876. — BROCA, A.: Optique physiologique. Encyclopédie franç. d'ophtalmol. 3, 909. Paris 1904. — BRÜCKE, E. v.: Physiologie der Farben für die Zwecke der Kunstgewerbe. 2. Aufl. Leipzig 1887. — CHARPENTIER, A.: La lumière et les couleurs au point de vue physiologique. Paris 1888. — GREENWOOD: Physiology of the special senses. London 1910. — DOVE, H. W.: Darstellung der Farbenlehre. Berlin 1853. — EDRIDGE-GREEN, F. W.: Colour-Blindness and Colour-Perception. 2. ed. London 1909 — Colour Vision and Colour-Blindness. Hunterian lectures. London 1911 — (mit PORTER): The physiology of vision. 2. ed. London 1920. — FICK, A.: Die Lehre von der Lichtempfindung. Hermanns Handb. d. Physiol. 3 I, 139. Leipzig 1879. — FRÖHLICH, F. W.: Grundzüge einer Lehre vom Licht- und Farbensinn. Jena 1921. — HELMHOLTZ, H.: Physiol. Optik. 1. Aufl. 1856—1866; 2. Aufl. 1885—1896; 3. Aufl. (mit Zusätzen, herausgeg. von J. v. KRIES), 3 Bde., 1909—1911. Engl. Übers. der 3. Aufl. (mit Zusätzen, herausgeg. von J. P. C. SOUTHALL), 3 vol., Ithaca N. J. — HERING, H.: Lehre vom Lichtsinn. 6 Mitt. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien; auch sep. Wien 1878 — Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. Handb. d. Augenheilk., 2. Aufl., 1. Teil, XII. Kap.; auch sep. Leipzig-Berlin 1905—1921. — HESS, C.: Methodik zur Untersuchung des Licht- und Farbensinnes sowie des Pupillenspiels. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. V, Teil 6, H. 2, S. 159 (1921) — Farbenlehre. Erg. Physiol. 20, 1 (1922). — JENNINGS: Colour vision and colour-blindness. Philadelphia 1905. — KÖNIG, A.: Ges. Abhandlungen aus physiol. Optik. Leipzig 1903. — KRIES, J. v.: Die Gesichtsempfindungen und ihre Analyse. Arch. (Anat. u.) Physiol., Suppl. S. 1; auch sep. Leipzig 1882 — Die Gesichtsempfindungen. Nagels Handb. d. Physiol. 3, 109 (1905) — Klin. Mbl. Augenheilk. 49, 241 (1911); 70, 577 (1923) — Allgem. Sinnesphysiologie. Leipzig 1923. — LUKIESH, M.: Colour and its applications. New York 1921. — MAUTHNER, L.: Farbenlehre. 2. Aufl. Wiesbaden 1894. — NICATI, W.: Physiologie oculaire. Paris 1909. — NORRIS u. OLLIVER: System of diseases of the eye. 4 vol., spez. vol. 1. — NUEL, J. P.: La vision. Paris 1904. — OSTWALD, W.: Zitate S. 307, Anm. 1. — OVIO, G.: La Scienza dei colori. Visione dei colori. Milano 1927. — OPPENHEIMER, C. u. L. PINCUSSEN: Tabulae biologicae: u. zw. A. KOHLRAUSCH (mit J. TEUFER bzw. E. SACHS): Gesichtsempfindungen 1, 299—335. Berlin 1925; 4, 518—538 (1927). — PARINAUD, H.: La vision. Paris 1898. — PARSONS, J. H.: An introduction to the study of colour vision. 2. ed. Cambridge 1924. — PAULI, W. E. u. R. PAULI: Physiologische Optik. Jena 1918. — PEDDIE: Colour vision. London 1922. — RIVERS, in Schäfers Textbook of Physiol. 2, 1074. Edinburgh-London 1900. — ROGER, G. H.: Traité de physiologie norm. et pathol. Vol. X (noch nicht erschienen). Paris. — ROOD, O. N.: Théorie scientifique des couleurs. Paris 1881. — SCHRÖDINGER, E.: Die Gesichtsempfindungen. Müller-Pouillet's Lehrb. d. Physik, 2. Aufl., 2, 456 (1926). — SCHULZ, H.: Das Sehen. Eine Einführung in die physiol. Optik. Stuttgart 1920. — TSCHERMAK, A.: Die Helldunkeladaptation und die Funktion der Stäbchen und Zapfen. Erg. Physiol. 11, 695—800 (1902). — TSCHERNING: Optique physiologique. Paris 1898.

Bezüglich der hier nicht behandelten Methodik — von den oben zitierten zusammenfassenden Darstellungen abgesehen — sei verwiesen auf W. NAGEL: Tigerstedts Handb. d. physiol. Methodik. 3 I, 2. Abt., 1—99 (1914). — HESS, C.: Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. V, Teil 6, S. 159—364.

I. Grundzüge des Farbensinnes.

A. Empfindungsanalyse des Farbensinnes.

1. Der subjektivistische Standpunkt.

Die Lehre von den Lebenserscheinungen auf dem Gebiete des Gesichtssinnes muß, soll sie folgerichtig und mit fruchtbarem Nutzen vorgehen, ebenso wie die Sinnesphysiologie überhaupt mit der Untersuchung der bewußten Endwirkungen, mit der *Analyse der Gesichtsempfindungen* beginnen. Es gilt zunächst deren Ähnlichkeit und Verschiedenheit, die Koexistenzmöglichkeit der einzelnen Empfindungen oder Qualitäten, ihre zeitlichen und räumlichen Beziehungen festzustellen und daraufhin ihre übergroße Mannigfaltigkeit auf Relationsbeziehung zu einer bestimmten Anzahl von Elementarqualitäten zurückzuführen. Wir gelangen damit zu einer endogenen Kennzeichnung, zu einer kongenialen Ordnung, einem natürlichen System der Gesichtsempfindungen und erschließen eine analoge Gliederung auf physiologischem Gebiete, eine entsprechende Differenzierung des Gesichtssinnes überhaupt. Diese Betrachtungsweise und die darauf gegründete strenge experimentelle Methodik, welche allenthalben auf zahlenmäßige Charakterisierung — allerdings mangels eines psychophysischen Maßsystems nicht auf eigentliche Messung! — ausgeht, sei als *exakter Subjektivismus*¹ bezeichnet. Dem kurz charakterisierten Standpunkt entsprechend rücken wir die Analyse der Photogenie der Reizeffekte am Auge, die Erfassung der Beziehungen zwischen Lichtreiz und Gesichtsempfindung, speziell Farbe, erst in zweite Linie und erachten für deren Erörterung die zunächst ganz unabhängige Deduktion eines Empfindungssystems als notwendige, richtunggebende Voraussetzung. Dabei sei auch zunächst von dem räumlichen Charakter der Gesichtsempfindungen abstrahiert, indem diese vorläufig ohne Rücksicht auf ihre Lokalisation behandelt werden. Wir müssen aber auch jede Befangenheit durch physikalische Daten abstreifen, natürlich ohne andererseits gegen solche zu verstoßen — der Physik gebend, was der Physik eigen ist, und der Physiologie vorbehaltend, was ihr zugehört.

2. Die Weiß-Schwarz-Empfindungen.

Betrachten wir ganz unvoreingenommen von irgendwelcher Theorie der Beziehung zwischen Licht und Farbe zunächst die Gesichtsempfindungen als solche, so gruppieren sie sich ohne weiteres in weiß-schwarze oder graue, die wir auch als farblose Gesichtseindrücke oder tonfreie, ungetonte Farben (HERING²) negativ umgrenzen können, und in bunte, getonte oder Farben im engeren Sinne.

Die *Weißempfindung* erscheint, *als solche* analysiert — nicht etwa auf Grund von Zerlegung des Reizlichtes charakterisiert! —, *durchaus einfach* oder *elementar*, nicht zusammengesetzt aus irgendwelchen Komponenten oder in solche zerlegbar. Dies gilt ganz gleichgültig, ob das die Weißempfindung hervorrufoende Reizlicht physikalisch komplex, ternär, binär oder homogen ist (letzteres nur möglich beim Dämmerungssehen bzw. bei dunkeladaptiertem Sehorgan). Damit

¹ Siehe speziell E. MACH: *Analyse der Empfindungen*. 8. Aufl. Jena 1919. — STUMPF, C.: *Empfindung und Vorstellung*. Abh. preuß. Akad. Wiss., Philos.-histor. Kl. **1917**, Nr 8. — ÖHRVALL, H.: *Upsala Läk.för. Forh.*, N. F. **25**, 21 (1920). — TSCHERMAK, A.: *Der exakte Subjektivismus in der modernen Sinnesphysiologie*. Pflügers Arch. **188**, 1 (1921); auch sep. Berlin: Julius Springer 1921. — KRIES, J. v.: *Allgemeine Sinnesphysiologie*. Leipzig 1923.

Bereits von JOH. MÜLLER stammt der klassische Satz: „Die subjektiven Erscheinungen sind überall in der Sinnesphysiologie der alleinige Schlüssel zur physiologischen Wahrheit.“ (Zur vergleich. Physiologie des Gesichtssinnes, S. 65. Berlin 1826.)

² HERING, E.: *G.Z.*, S. 25ff.

sei nicht gesagt, daß uns eine durchschnittlich weiße Fläche nicht infolge regionaler Verschiedenheiten an retinaler Absorptions- oder Polarisationswirkung örtlich farbig erscheinen kann, ähnlich wie auch eine feine Mosaik farbiger Lichtquellen, z. B. der ungedeckte Farbkörnerraster einer Lumièreplatte trotz weißen Durchschnittseindrucks leicht ungleichmäßig irisierend erscheinen kann.

Als strittiger mag man die Natur der *Schwarzempfindung* bezeichnen. Von vornherein hinfällig ist natürlich der Einwand, daß Schwarz eine bloße Negation bedeute, da ihm physikalisch Lichtmangel und damit Fehlen eines Reizes entspreche. Natürlich dürfen hinwiederum nicht irgendwelche Strahlungen als direkte Auslöser der Schwarzempfindung postuliert werden, vielmehr erweist sich das Schwarz — wie später näher auszuführen sein wird — als endogene Komponente des Eigengraus und als exogen verstärkt durch das einer lichtlosen Stelle benachbarte oder gar sie umgebende Weiß, somit als eine nur *indirekte* Lichtwirkung, als Kontrasteffekt (vgl. S. 478 ff.). Speziell beweisend für die Stellung des Schwarz als einer positiven elementaren Empfindung¹, der physikalisch Lichtlosigkeit oder sogar mäßige Belichtung² entspricht, ist die Unmittelbarkeit und Zwangsläufigkeit des Eindruckes bei allen Erscheinungen des farblosen Rand- oder Umgebungscontrastes. Als Beispiel sei zunächst angeführt das allgemein zwangsmäßige, jedem Vergleichsurteil voraneilende Schwärzlich-erscheinen jeder grauen Fläche — dargeboten von hintereinanderliegenden Gebirgszügen, kulissenartig gruppierten Steilhängen, von Rotationsringen auf einer MACHschen *Stufenscheibe* (vgl. Abb. 114) — an jenem Saum, welcher an den weißlicheren Nachbar grenzt. Ähnliches ergibt die Verschwärzlichung einer Grauscheibe durch Verweißlichung der Umgebung, also bei Ersetzen des ursprünglich schwarzen Grundes durch einen immer weißlicheren bis weißen, wie dies an der HERINGSchen *Grauskala*³ (Abb. 115) zu ersehen ist — wobei man die objektive Identität der Grauscheiben auf allen Feldern bequem durch probeweises Zudecken der Umgebung mittels eines durchlochten Deckblattes aus demselben Graupapier prüfen kann. Es wird dabei der Eindruck eines und desselben farblosen Lichtes durch bloßen Wechsel der Beleuchtung der Umgebung von Weiß durch Grau in Schwarz gewandelt. Sehr eindrucksvoll ist eine Demonstration des Gesagten

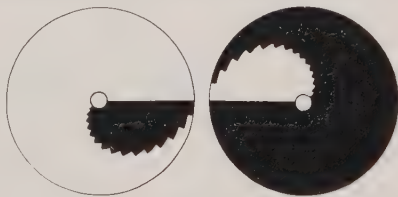


Abb. 114.
Weiß-Schwarz-Stufenscheiben nach MACH.

¹ Vgl. dazu E. MACH: Arch. (Anat. u.) Physiol. **1865**, 629. — HERING, E.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien III **49**, 21 (§ 31) (1874). — Lehre vom Lichtsinn. 1874/76. bzw. Wien 1878 sep. — Grundzüge S. 29ff., 214 (1920). — AUBERT, H.: S. 482, 518, (1876). — HELMHOLTZ, H. v.: Physiol. Optik. 1. Aufl., S. 281; 3. Aufl., **2**, 109. — TSCHERMAK, A.: Erg. Physiol. **4**, 726–798, spez. 769–774 (1904); **25**, 330–378, spez. 369 (1925). — LIESEGANG, R. E.: Z. Sinnesphysiol. **45**, 69 (1910). — TITCHENER, E. B.: J. of Philos., Psychol. a. Sci. Methods **13** (5), 113, 649 (1916). — BAUMANN, C.: Pflügers Arch. **168**, 434 (1917). — LADD-FRANKLIN, Ch. (für positiven Empfindungscharakter, jedoch als Korrelat von Untätigkeit): Amer. J. physiol. Opt. **6**, 453 (1925). — NEUFELD, M. R. (ebenso): Psychologie. Rev. **31**, 498 (1924). — LEMMON, V. W.: (Schwarz als Restitutionskorrelat) Amer. J. Psychol. **31**, 301 (1926). — RICH, G. J.: Amer. J. Psychol. **37**, 123 (1926). — DIMMICK: Amer. J. physiol. Opt. **6**, 479 (1925). — FIEDLER, K.: Neue psychol. Stud. **2**, 343 (1926). Hingegen A. FICK (unter Gleichsetzen von Schwarz mit Nichtempfinden, der Stille vergleichbar): Hermanns Handb. **3**, 205 (1879). — PREYER, W.: Pflügers Arch. **25**, 31 (1881). — WARD: Brit. J. Psychol. **1**, 407 (1905); **8**, 212 (1916). — Vgl. auch den zurückhaltenden Standpunkt von J. v. KRIES: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 136, 273 (1905).

² Beispielsweise ist das Lichtreflexionsvermögen, die sog. Albedo, der Druckerschwärze in der Schichtdicke, wie sie im Buchstaben auf weißem Papier gegeben ist, nicht weniger als etwa $\frac{1}{15}$ der Lichtstärke des Grundes (E. HERING: G.Z. S. 14).

³ HERING, E.: G.Z. S. 117.

mittels des HERINGSchen *Kontrastkastens* (Abb. 116), welcher innen eine durch eine Glühlampe schwach erhellte Tafel aus grauem Papier trägt, auf welche durch ein Loch in einem den Kasten vorn verschließenden Weißkarton hingeblickt wird. Solange das Zimmer dunkel ist, erscheint das Loch als helle Scheibe; sobald aber das Zimmer und damit der Weißkarton beleuchtet ist, erscheint das Loch tiefschwarz, obzwar es von schwachem Lichte durchstrahlt bleibt. Ebenso verhält sich der Eindruck eines Fensters, einer Dachluke oder eines Loches in der Fenstergardine, wenn man abends vor und nach dem Anzünden von Licht oder bei flackerndem Feuer (S. EXNER¹) im Zimmer beobachtet. Von einem komplexen Vergleichsvorgang, einer Urteilstäuschung kann

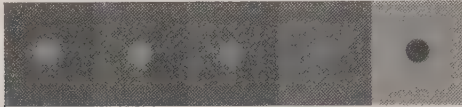


Abb. 115. HERINGSche Grauskala.

dabei keine Rede sein: nur der Effekt scheinbarer Erhellung und Verdunkelung wird, eventuell an mehreren Stellen zugleich, bemerkt und unter Umständen falsch „gedeutet“. — Analoges, nämlich die Verschiedenheit des subjektiven Eindruckes gleichen Lichtes (auf sog. Infeld) bei bloßer Verschiedenheit des umgebenden Feldes, des Umfeldes, ist am *Nuancierapparat* (nach HERING² — Abb. 117) zu beobachten. Derselbe gestattet, dasselbe Graupapier, dessen Belichtung durch Neigung der Tragplatte abstufbar ist, links in schwarzer, rechts in weißer Umgebung zu betrachten — also links als weißlichgrau, rechts als

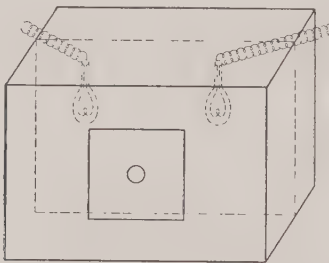


Abb. 116. Lochkontrastkasten nach HERING.

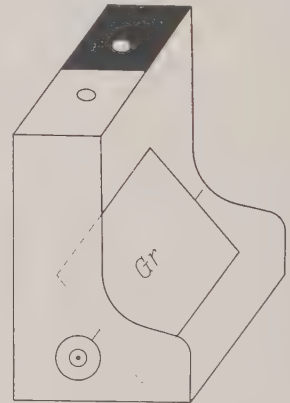


Abb. 117. Nuancierapparat nach HERING.

schwärzlichgrau zu sehen, während beide Löcher gleichhell erscheinen, sobald man beide mit einem schwarzen Rohr, also gleichem Grunde, umfaßt. Ähnlich, nur sukzessiv, sind die Eindrücke, welche man von einem und demselben Graupapier erhält, wenn man dasselbe betrachtet durch ein Loch in einem gegen das seitlich einfallende Tageslicht neigbaren Rahmen, welcher selbst mit Graupapier bespannt ist (HERING).

Ebenso zwangsmäßig ist der Eindruck von Schwärzlichkeit im Bereiche des blinden Fleckes (bei einäugiger Beobachtung nach längerem Lichtabschluß) sowie innerhalb sog. positiver Skotome — im Gegensatz zu unmerklichen negativen Skotomen. Bietet man beiden Augen gesonderte Gesichtsfelder, ein weißes

¹ EXNER, S.: Pflügers Arch. **37**, 520 (1885); **40**, 323 (1887). Vgl. dazu E. HERING: Ebenda **39**, 159 (1886).

² HERING, E.: G.Z. S. 54, 121, 195.

und ein schwarzes, so wird im Wettstreit Schwarz ebensooft von Weiß besiegt, wie Weiß von Schwarz.

Endlich sei noch zugunsten der Natur von Schwarz als positiver, elementarer Gesichtsempfindung die Erscheinung angeführt, daß ein durch Weißumgebung kontrastiv „vertieftes“ Schwarz einen anderen Eindruckswert besitzt als ein unbeeinflußtes Schwarz, obwohl beiden physikalisch genommen beiläufig dieselbe geringe Lichtstärke zukommt (ja infolge der Lichtaberration im Auge ist die Lichtstärke des „vertieften“ Schwarz größer). Besonders sinnfällig zeigen das die *Flimmerkontrastscheiben* (SHERRINGTON¹ — vgl. Abb. 118, sowie unten S. 439, 494). Bei zunehmend rascher Rotation erscheint der Grund mit 180° Weiß und 180° Schwarz bereits gleichförmig, während die Ringe mit 180° Weiß und 180° Schwarz, jedoch mit kontrastiver Beeinflussung noch deutlich flimmern, und zwar in verschiedenem Sinne flimmern, wenn bei dem einen kontrastiv vertieftes Schwarz als Nase auf weißem Grund vorangeht, beim anderen nachläuft: die Erscheinung kann im ersteren Falle als „Schwarzflimmern“ (mit verminderter Durchschnittshelligkeit), im anderen als „Weißflimmern“ (mit gesteigerter Durchschnittshelligkeit) bezeichnet werden.

Zwischen Weiß und Schwarz steht die kontinuierliche Reihe der *Grauempfindungen*. Ihr Einzelcharakter erscheint bestimmt durch abgestufte Ähnlichkeit mit Weiß und Schwarz als Endgliedern der Reihe, durch relative Weißlichkeit und Schwärzlichkeit. Das heißt nicht, daß die Empfindung aus einem weißen und einem schwarzen Anteil bestünde oder in solche Teile zerlegbar wäre — ebensowenig wie in einer Kraft von bestimmter Richtung zwei Komponenten von verschiedener Grundorientierung nebeneinander bestehen. Nur in übertragenem Sinne und unter ausdrücklichem Vorbehalte dürfen wir von einem Weiß- und einem Schwarz„anteil“ einer Grauempfindung, ebenso später von einem farbigen und einem farblosen „Anteil“ einer Farbenempfindung sprechen. Der *Graue* Charakter ist eben eine *Beziehungs- oder Relationsqualität*, welche durch die relative Ähnlichkeit mit zwei Elementarempfindungen bestimmt ist und im Prinzip durch ein ganz bestimmtes Intensitätsverhältnis derselben ausdrückbar wäre (vgl. die Schemata der Graureihe Abb. 119 u. 120, S. 300), wenn wir auch mangels eines psychischen Maßsystems dasselbe nicht zu fassen vermögen.

Der Weißlichkeit² bzw. der absoluten Größe des „Weißanteiles“ geht bei den Grauempfindungen einfach parallel die *Helligkeit*, welche nach Intensität abgestuft erscheint, nicht aber als solche meßbar ist; auch erschöpft dieselbe entsprechend der positiven Natur der Schwärzlichkeit im Grau eigentlich nicht den Charakter der Grauempfindung, wenn sie auch ein Grau eindeutig bestimmt. Daß die subjektive Helligkeit der Empfindung und die objektive Stärke des Reizlichtes nicht einfach parallel gehen, ja im Prinzip inkommensurabel sind, wird später noch näher auszuführen sein. Psychologisch genommen stellt die *Graureihe* nicht etwa eine einfache Serie von Intensitätsstufen dar, wie sie für die



Abb. 118.
Flimmerkontrastscheiben nach SHERRINGTON.

¹ SHERRINGTON, C. S.: J. of Physiol. **21**, 33 (1897). — GRÜNBAUM, O. F. F.: Ebenda **22**, 433 (1898). — BURCH, J.: Ebenda **25**, XVII (1900). — Vgl. bereits E. v. BRÜCKE: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **49**, 21 (1864). — SCHENK, F.: Ebenda **64**, 165 (1896); **68**, 32 (1897).

² Dieser entspricht die Qualität „Intensität“ einer farblosen Lichtempfindung bei FECHNER und HELMHOLTZ.

Reihe der zugehörigen Lichtreize gilt¹, sondern eine Serie von Beziehungsqualitäten oder Intensitätsrelationen entsprechend der allerdings praktisch unauflösbaren Formel $Gr = f(W:S)$.

Empfindungsanalytisch ist weder über das Verhältnis des weißen Empfindungs„anteiles“ zum schwarzen näheres auszusagen, noch ist jenes ausgezeichnete Mittelgrau einfach feststellbar, in welchem die Weißlichkeit und die Schwarzlichkeit gleich stark sind. Subjektiv ist eben die Stärke beider überhaupt nicht vergleichbar. (Es ist schier überflüssig zu betonen, daß die „Bestimmung“ eines Grau durch das Seitenverhältnis eines „Weiß“ und eines „Schwarz“ in einer Kreisgleichung ebensowenig ein Maß für das Beziehungsverhältnis der Grauempfindung zu den Elementarempfindungen Weiß und Schwarz abgibt, wie die „Bestimmung“ eines Grau durch Einheiten der Lichtstärke des Reizlichtes an irgendwelchem Photometer: in beiden Fällen handelt es sich nur um eine äußerliche Charakterisierung durch physikalische Reizwerte — nur um eine Messung der relativen Lichtremission des grauen Papiers², nicht um eine Empfindungsmessung!) — Die Beziehungsqualität mag verglichen werden mit der Relationspezifität, welche beispielsweise dem Fett verschiedener Tierarten je

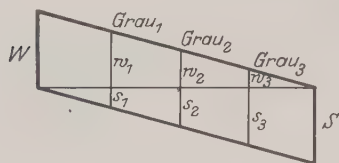


Abb. 119. Schema der Weiß-Schwarz- oder Graureihe nach HERING (mit Gleichbleiben des Empfindungsgewichtes).

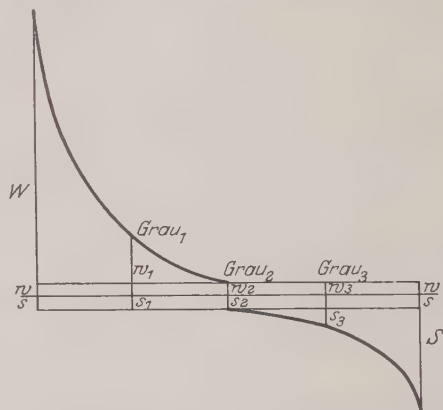


Abb. 120. Schema der Weiß-Schwarz- oder Graureihe nach TSCHERMAK (mit Veränderung des Empfindungsgewichtes).

nach dem Verhältnis der gleichen chemischen Komponenten zukommt. — Daneben ist m. E. den Grauempfindungen neben dem Graucharakter, also der Relationsqualität ($W:S$) — analog auch den farbigen Empfindungen — noch eine Qualität entsprechend der absoluten Größe beider farblosen Anteile ($W+S$), ein sog. *Empfindungsgewicht* (HERING³) zuzuerkennen. Dasselbe erscheint für die verschiedenen Graustufen deutlich verschieden. Ist doch die „Gesamtstärke“ eines blendend hellen bzw. weißen Eindruckes wohl weit größer als das Gewicht eines mittleren Graus, etwa gar des Eigengraus; ähnliches gilt, wenn auch in geringerem Grade, von tiefem Schwarz, verglichen mit Grau. Es erscheint plausibler, anzunehmen, daß jeder einzelnen Graustufe *zwangsläufig* ein *bestimmtes* Gewicht zugeordnet sei, als daß eine Grauempfindung, ohne Änderung ihres Graucharacters, ihrer Relationsqualität, d. h. des Verhältnisses von Weißanteil zu Schwarzanteil, oder ihrer Helligkeit, noch in ihrer Gesamtstärke variabel sei. Es wären sonach einerseits die Komponenten w und s des Eigengraus als ständig vorkommend zu verzeichnen, andererseits wären nach dem „reinen“ Weiß hin

¹ Speziell von E. HERING betont (G.Z. S. 30 ff.) — gegenüber der vielverbreiteten Betrachtung als Intensitätsreihe — so bei F. DONATH (Ber. üb. d. 8. Kongr. f. exper. Psychol. 1924, 155) — im Gegensatz zu den als Qualitätenreihe anerkannten Sättigungsstufen.

² Vgl. dazu E. HERING: G.Z. S. 62 ff.

³ HERING, E.: L.S. § 29 — G.Z. S. 93 ff., 108 ff.

steiler ansteigende Weißordinaten als Schwarzordinaten nach dem „reinen“ Schwarz hin aufzutragen, und zwar eher in einer etwa logarithmischen Kurve, als in einer Geraden wachsend. Man erhält dann — abweichend von dem HERINGSchen Schema¹, in welchem die Summe der Weiß- und Schwarzordinaten, also das Empfindungsgewicht, als konstante Größe angesetzt ist (vgl. Abb. 119) — ein Schema (Abb. 120), in welchem einem gewissen mittleren Grau, das dem Eigengrau entspricht, die kleinste Summe von Weiß- und Schwarzordinate, bzw. das geringste Gewicht zukommt².

Die Extreme der farblosen Empfindungsreihe, das „reine“ Weiß und das „reine“ Schwarz, sind nicht einfach praktisch aufzeigbar. Der Eindruck intensivster Lichtquellen, wie wir ihn beim Blick in die Mittagssonne bei klarem Himmel oder in den Krater einer Bogenlampe erhalten, ist an subjektiver Helligkeit kaum mehr verschieden, obzwar die spezifische, d. h. für die Einheit der lichtaussendenden Fläche geltende Intensität im ersten Falle mit 1000 NK. auf 1 qmm etwa 10fach größer ist als im zweiten Falle. Auch der Anblick eines sonnenbeglänzten Schneefeldes steht nicht sehr weit davon ab. Erheblich tiefer rangiert subjektiv — noch weit mehr natürlich objektiv — ein „rein“ weißes Papier, z. B. Barytweiß, bei gutem Tageslichte.

„Reines“ Schwarz erhalten wir nicht bei völligem Lichtabschluß vom Auge. Nach Abklingen des Sukzessivkontrastes bzw. der Nachbilder beobachten wir vielmehr eine subjektive Aufhellung des Sehfeldes in Form eines dunkelgrauen raumhaften Nebels, des *Eigengraus* oder Eigenhells, minder gut gesagt — des sog. Eigenlichtes³, in welchem örtlich wechselnde Ungleichheiten („wandelnde Nebelstreifen“ nach GOETHE) hervortreten, die das Vorhandensein von etwas ungleichmäßig und wechselnd verstreutem Lichte vermuten lassen können und bei beeinflussbaren Personen zu Phantasmen, z. B. zu halluzinatorischem Sehen eines weißen Beckens oder Ofens oder irgendwelcher Gestalten im Dunkelzimmer führen können⁴. Über die Grauqualität bzw. die Helligkeit des Eigengraus läßt sich empfindungsanalytisch schwer Bestimmtes aussagen: auch die theoretisch einfachste Voraussetzung von Gleichheit der Weißlichkeit und Schwarzlichkeit, also Mittelstellung für das Eigengrau, ist kaum zu verifizieren⁵. Jedenfalls er-

¹ HERING, E.: L.S. § 29 — G.Z. S. 34, 93, 111. Derselbe vertritt allerdings (S. 93) ganz allgemein die Auffassung, daß ein und dieselbe „Farbe“ ein sehr verschiedenes psychisches Gewicht haben könne, also bei gleicher Qualität, gleichem Komponentenverhältnis ($W:S$) die Auf- oder Eindringlichkeit variieren könne.

² TSCHERMAK, A.: Erg. Physiol. **24**, 330, spez. 369 (1925). — Vgl. auch E. B. TITCHENER: J. of Philos., Psychol. a. Sci. Methods **13** (5), 113, 649 (1916).

³ Siehe die klassische Darstellung von dessen Erscheinungsweise und Bedeutung als sog. permanente Lichtempfindung bei H. AUBERT (1865, S. 333); auch bei H. HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 1. Aufl., S. 202; 3. Aufl., **2**, 12. — WUNDT, W.: Physiol. Psychol., 6. Aufl., **2**, 168, 201, 217 (1923) sowie E. HERING: G.Z. S. 129, ferner die jüngsten Beobachtungen bei K. VOGELSANG [unter F. W. FRÖHLICH — Pflügers Arch. **206**, 29 (1924), spez. S. 62], welcher im sog. kritischen Stadium der Dunkeladaptation (KOVÁCS — vgl. unten S. 424), also etwa zwischen der 4. und der 10. Minute des Lichtabschlusses, eine beträchtliche Abnahme des Eigenlichtes (später zeitweilige starke Zunahme derselben) konstatierte unter beträchtlichem Anwachsen der Reizschwelle und der Empfindungszeit wie der Empfindungsdauer.

⁴ Vgl. u. a. die Beobachtungen und Ausführungen von J. E. PURKINJE (Beobachtungen **1**, 57) sowie von F. KLEIN [Arch. (Anat. u.) Physiol. **1911**, 191] und R. H. GOLDSCHMIDT [Wundts Philos. Stud. **10**, 101 (1916)] über die Erscheinungsformen des Eigenlichtes und über dessen „bildfälschende Wirkung“.

⁵ Über den Versuch, die Helligkeit des Eigengraus zu „messen“, d. h. zahlenmäßig zu charakterisieren durch Vergleich mit einem Graueindruck des anderen helladaptierten Auges siehe N. INOUE u. S. ONUMA: Graefes Arch. **79**, 145 (1911). — Vgl. auch W. A. VOLKMANNs Gleichsetzung des Eigengraus mit der Reflexionsstärke von schwarzem Samt, beleuchtet durch eine Stearinkerze aus 9 Fuß Entfernung.

scheint dasselbe von relativ geringem Gewicht. Trotzdem ist das Eigengrau als die wohl beständig vorhandene Grundierung des subjektiven Sehfeldes zu betrachten, so daß die gesamten wechselnden Gesichtseindrücke als bloße Verweißlichungen oder Verschwärzlichen oder Verfärbungen, kurz als bloße Veränderungen des Eigengraus¹ bezeichnet werden können. Schwellenempfindlichkeit des Auges ist eigentlich Unterschiedempfindlichkeit gegenüber dem Eigenlicht². Ein Grund für ein Aufhören des Eigengraus während der Lichtreizung des Auges ist nicht einzusehen.

Unser ganzes optisches Erleben malt sich gewissermaßen auf einem eigengrauen Hintergrund. Dabei ist nicht anzunehmen, daß der dem Eigengrau zugrunde liegende Dauerprozeß durch irgendwelche innere Reize in der Netzhaut³ ausgelöst oder in Gang erhalten werde, da sonst relativ bald Gewöhnung, sog. Adaptation erfolgen würde und jene Reize an Wirksamkeit verlören. Weit wahrscheinlicher ist es, daß das Eigengrau zentralen Ursprungs ist und den psychischen Ausdruck eines bestimmten physiologischen Dauervorganges in der Sehsphäre darstellt. Geben doch völlig Erblindete mit atrophiierten N. optici an, zwar „nichts“ zu sehen, jedoch vor sich kein tiefes Schwarz, sondern ein etwas wechselndes Grau zu haben (TSCHERMAK⁴).

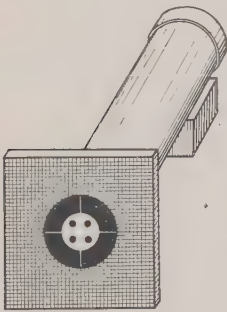


Abb. 121.
Samtschlot nach HERING.

Eine Vertiefung des Eigengraus zu Schwarz erfolgt dann, wenn in der Nachbarschaft oder Umgebung einer beachteten Sehfeldstelle die Empfindung eines helleren Grau oder Weiß hervorgerufen wird. Die Verschwärzlichung erscheint dabei als eine indirekte, zwangläufige Wirkung der kollateralen Verweißlichung, als Kontrasteffekt. Daß Kontrastschwarz bei genügender Helligkeit des Umfeldes auch auf einem nicht lichtlosen, sondern nur lichtschwachen Infelde hervortritt, wurde bereits oben (S. 298) erwähnt. Eine Serie von Schwarzstufen erhält man, wenn man in eine Tafel von schwarzem Samt ein Loch einschneidet und unter dieses ein mit schwarzem Samt ausgekleidetes Rohr setzt (Samtschlot nach HERING⁵ — vgl. Abb. 121); das lichtlose Loch erscheint dann deutlich schwärzer als die Samttafel. Noch schwärzer aber erscheint das Loch, wenn man einen weißen Ring um dasselbe — evtl. nur um dessen Zentrum — legt (TSCHERMAK), obwohl in diesem Falle die „tiefes Schwarz“ empfindende Netzhautstelle vom zerstreuten Lichte des umgebenden Ringes getroffen wird. Je ausgedehnter und weißlicher das kontrasterregende Feld, um so mehr nähert sich das kontrastleidende Feld dem „reinen“ Schwarz. Wir dürften allerdings — infolge dieser Beschränkung auf indirekte Hervorrufung — die Annäherung an das Schwarzextrem der farblosen Empfindungsreihe nicht ebenso weit treiben können, wie jene an das Weißextrem, wenn wir direkte maximale Lichtreize verwenden.

¹ E. HERING (G.Z. S. 94) bezeichnet die Empfindungen des Auges bei Lichtabschluß oder allgemeiner bei Reizmangel als autonome, die durch äußere Reize veränderten Eindrücke als allonome Farben.

² BORCHARDT, H.: Z. Sinnesphysiol. **18**, 176 (1914).

³ Solche nimmt u. a. A. PICHLER [Z. Augenheilk. **22**, 304 (1909)] an, und zwar in Form beständig ablaufender bioelektrischer Ströme.

⁴ TSCHERMAK, A.: Erg. Physiol. **4**, 726, spez. 773 (1904). — Vgl. bereits H. AUBERT S. 336 (1865); S. 301 (1876), sowie JOH. MÜLLERS Angaben über subjektive Gesichterscheinungen bei Blinden mit Schnervenerkrankung (Phantastische Gesichterscheinungen, S. 30. Coblenz 1826), ferner J. W. PARK: Arch. of Ophthalm., July 1891.

⁵ HERING, E.: G.Z. S. 65.

3. Die bunten Empfindungen oder Farben im engeren Sinne¹.

Während wir Weiß-Schwarz in Form des Eigengraus als Grundlage aller Gesichtsempfindungen betrachten, bedeutet Buntheit, Getöntheit oder Farbigkeit im engeren Sinne nur ein mögliches, fakultatives Accedens, welches allerdings jene Unterlage ganz in den Hintergrund zu drängen vermag. Die Farbigkeit läßt als solche klar eine Mannigfaltigkeit ganz bestimmter Art erkennen, wobei sich Rot, Gelb, Grün, Blau als psychologisch ganz einfache, einheitliche Grundelemente oder Elementarqualitäten (Urfarben nach HERING, „einfache Farben“ nach LIONARDO DA VINCI, Prinzipalfarben nach AUBERT) herausstellen, während die Fülle andersfarbiger Eindrücke als Misch- oder Übergangsfarben eine *Beziehungsqualität*, d. h. eine abgestufte Ähnlichkeit zu gewissen Urfarben erkennen läßt. Den Grund- oder Urfarben kommt unverkennbar eine Vorzugsstellung zu; es dürfen keineswegs alle Farbentöne als prinzipiell gleichwertig betrachtet werden². Eine solche Auffassung wird schon durch das oben charakterisierte Ergebnis der Empfindungsanalyse widerlegt, noch mehr aber durch die Möglichkeit, die Lage der urfarbigen Kardinalpunkte im Spektrum mit hoher Genauigkeit (rein empfindungsanalytisch oder durch das Fehlen einer Farbentonänderung bei Intensitätssteigerung oder bei länger dauernder Betrachtung sowie bei fortschreitend indirekter Betrachtung) zu bestimmen, ja Individualität und Zustand dadurch zu charakterisieren (vgl. unten S. 359), endlich durch die experimentelle Sicherstellung derselben als Sättigungsdifferenzmaxima (vgl. unten S. 402). — Die Bezeichnung der vier Urfarben erfolgt dementsprechend anscheinend in allen Sprachen³ durch Wurzelworte, die sozusagen willkürlich gewählt, also grundsätzlich auch vertauschbar wären und dementsprechend beim Erlernen einer Sprache leicht verwechselt werden. Hingegen werden die einzelnen Mischfarben durch abgeleitete Worte bezeichnet, z. B. rosenrot, feuerrot, orangefarben, grasgrün, meergrün, indigoblau, veilchenfarben. Diese Bezeichnungen beziehen sich durchwegs auf Gegenstände, deren optische Beschaffenheit dadurch festgehalten werden soll. — Es ergibt sich weiterhin, daß die die Mischfarbigkeit bezeichnende Qualität nur zwei, nicht drei Urfarben zugleich betreffen kann, indem zwar ein nicht elementares Rot entweder gelblich oder bläulich, nicht aber beides zugleich, noch auch grünlich sein kann. Die Urfarben zeigen nur eine einfache oder Eigenähnlichkeit, die Mischfarben eine zweifache Ähnlichkeit mit Grundfarben. Zwischen Rot und Grün, Gelb und Blau, sowohl als Urfarben wie als sog. Komponenten in mischfarbigen Eindrücken, besteht eine Alternanz, Unvereinbarkeit oder Exklusion des gleichzeitigen Vorkommens an derselben Sehraumstelle⁴. (Die Möglichkeit eines rasch wechselnden Nebeneinander wie

¹ Bezüglich der Farbenbezeichnungen sei speziell verwiesen auf O. ZOTH: Z. Sinnesphysiol. **55**, 171 (1923) — Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. V, Teil 6, H. 3, S. 743 (1925).

² So bei J. v. KRIES: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 141 (1905). — Vgl. auch W. WUNDT: Philos. Stud. **4**, 311 (1888) — Grundzüge der physiol. Psychologie, 5. Aufl., **2**, 241 ff. — Demgegenüber B. PETRONIEVICS: Z. Sinnesphysiol. **43**, 364 (1909). — KERN, B. u. F. SCHÖNE: Abh. Psychother. **2**, 1 (1925).

³ Vgl. u. a. L. MATTEOTTI: Ann. Oftalm. **35**, 506 (1906). — KÖNIG, J.: Arch. f. Psychol. **60**, 129 (1927).

⁴ HERING, E.: G.-Z. S. 290. — Demgegenüber vertritt A. ACKERMANN (Psychol. Forschg. **5**, 44 [1924]) die Möglichkeit eines Vorkommens von Rotgrün- wie Gelbblauempfindungen — ähnlich bereits C. STUMPF: Abh. preuß. Akad. Wiss., Phil.-hist. Kl. Nr 8, spez. S. 21 (1917). Bei diesen gelegentlich erhaltenen Eindrücken handelt es sich wohl um keine wahre Ausnahme von dem oben formulierten Grundsatz, welcher durch eine Fülle systematisch gewonnener Erfahrungen (vgl. speziell den Abschnitt über Lichtermischung) erhärtet erscheint. Es handelt sich um kein wahres Simultanvorkommen gegenfarbiger Erregungen im gleichen Netzhautelement, sondern um ein räumliches Nebeneinandervorkommen

bei den Changeant-Stoffen oder des Eindruckes von Durchsehen durch einen roten Schleier auf einen grünen Hintergrund bedeutet keinen wahren Einwand gegen diese Feststellung.) Aus der Gegensätzlichkeit des Vorkommens oder der Inkompatibilität der Koexistenz (speziell betont von SCHOPENHAUER) ist noch nicht mit Notwendigkeit auf eine wahre Gegensätzlichkeit des Empfindungsinhaltes oder der zugrunde liegenden physiologischen Vorgänge bei den beiden Gliedern der Paare Rot—Grün, Gelb—Blau zu schließen. Diese Frage sei hier offen gelassen. Jedenfalls ist man berechtigt, jene beiden Paare dem Vorkommen nach (sowie nach ihrer Verknüpfung im Simultan- und Sukzessivkontrast) als „Gegenfarben“ zu bezeichnen.

Die Farbigkeit an sich, die man herkömmlich als *Farbenton* (nach GRASSMANN, „hue“ nach MAXWELL) bezeichnet, ist also nur bei urfarbigen Eindrücken eine Elementarqualität; bei mischfarbigen Eindrücken ist sie stets eine binäre Beziehungsqualität. Während eine Urfarbe von zwei anderen disparat verschieden ist, unterscheidet sie sich von der vierten — wenigstens dem Vorkommen nach — kontradiktorisch. Demgemäß ergeben sich ganz zwanglos vier Reihen von mischfarbigen oder binären Eindrücken, welche die vier Elementarqualitäten Rot, Gelb, Grün, Blau in Form des Kontinuums der Farbentöne verbinden: die rotgelbe Übergangsreihe zwischen Urrot und Urgelb, die gelbgrüne zwischen Urgelb und Urgrün, die grünblaue zwischen Urgrün und Urblau, die blaurote zwischen Urblau und Urrot. Eine Mischfarbe zeigt eben eine ganz bestimmte Ähnlichkeit mit zwei Elementarempfindungen, ohne aus diesen als nebeneinander vorhandenen Bestandteilen „zusammengesetzt“ oder wahrhaft in solche Komponenten „zerlegbar“ zu sein — ähnlich wie dies übrigens schon von Kräften in der Mechanik gilt (vgl. oben S. 299)¹. Sie wäre im Prinzip durch ein ganz bestimmtes Intensitätsverhältnis ausdrückbar, wenn wir eben ein psychisches Maßsystem besäßen. Die Beziehungsqualität einer Mischfarbenreihe, verglichen mit der Elementarqualität der Urfarben, läßt sich analogisieren mit der Beziehungsqualität der Graureihe, verglichen mit der Elementarqualität des reinen Weiß und des reinen Schwarz.

Mit der Elementar- oder Beziehungsqualität des Farbentons ist aber die Mannigfaltigkeit der bunten Gesichtseindrücke durchaus nicht erschöpft. Schon die Voraussetzung des Fortbestehens des Eigengraus als Hintergrund für alle farblosen wie bunten Empfindungen führt uns zu einem solchen Schlusse. Aber auch die direkte Empfindungsanalyse zeigt uns das mehr oder minder deutliche Vorhandensein einer selbst wieder variablen farblosen Qualität oder eines schwarz-weißen Empfindungs„anteiles“ neben dem farbigen. Gewiß wird diese These für extrem satte Farben problematisch; für die bis dahin führende Mannigfaltigkeit ist sie jedoch unbestreitbar. Hier ergibt sich zweifellos eine Beziehungsqualität, welche bestimmt ist durch den Grad der Ähnlichkeit der Gesamtempfindung mit der extrem satten Farbe einerseits — ganz unabhängig vom Farbentone, welcher durch den Grad der Ähnlichkeit mit ein oder zwei

solcher in benachbarten, durcheinander gemischten Netzhautelementen, denen entweder — so in der Fovea — eine nur wenig verschiedene Schrichtung oder — so innerhalb eines PANUMSchen Empfindungskreises im indirekten Sehen — tatsächlich gleiche Schrichtung zukommt. Vgl. auch die Angaben über die Möglichkeit eines Hintereinandererscheinens verschiedener, selbst gegensätzlicher Farben in derselben Schrichtung bei binokularem Sehen (vgl. das Kapitel Raumsinn).

¹ Vgl. dazu E. HERING: L.-S.; G.-Z. S. 33ff., 45, 49. — TSCHERMAK, A.: H.-D.-A., spez. S. 792 (1902) (gegenüber G. MARTIUS: Beitr. Psychol. u. Philos. 1, spez. S. 68, 88, 138, 142 [1896]). — EBBINGHAUS, H.: Grundzüge der Psychologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 203ff. (1905). — BRENTANO, F.: Untersuchungen zur Sinnesphysiologie, S. 13ff. (1907). — PETRONIUVICS, B.: Z. Sinnesphysiol. 43, 364 (1909).

Grundfarben bestimmt ist — und mit einem gewissen Grau andererseits, theoretisch gesprochen mit dem in der Gesamtempfindung mitenthaltenen Grau. Diese Beziehungsqualität wird herkömmlich als größere-geringere *Sättigung* oder Farbenintensität (GRASSMANN¹; „tint“ nach MAXWELL) oder Freiheitsgrad der Farbe (HERING²) bezeichnet. Dieselbe entspricht der Deutlichkeit oder dem Gewichte der reinen Farbe in der Gesamtempfindung und wäre im Prinzip durch ein ganz bestimmtes Intensitätsverhältnis ausdrückbar, nämlich durch die Relation Farbenintensität: Gesamtintensität, also $F:(F+W+S)$ oder — minder korrekt — Farbenintensität: Intensität des Graunteiles $F:(W+S)$, wenn wir eben ein psychisches Maßsystem besäßen. Die Beziehungsqualität „Sättigung“ ist, verglichen mit der Beziehungsqualität „Farbenton“, nur insofern komplizierter, als bei der letzteren die Relation zwischen zwei einfachen Gliedern, bei der ersteren zwischen einem einfachen oder binären und einem ternären oder quaternären Glied besteht. Bei mischfarbigen oder binären Farbentoneindrücken kann man von Partialsättigung der einen oder der anderen farbigen „Komponente“ sprechen, so von einer Rot- bzw. einer Gelbsättigung einer Orangeempfindung. Reziprok zum Begriffe „Sättigung“, welche im Extrem voller Reinheit oder Freifarbigkeit gipfelt, verhält sich der Begriff des *Graugehaltes* einer Farbe, der „Verhüllung“ (HERING³) der Farbe durch Grau, welche bis zu einem Extrem in der farblosen Weiß-Schwarzreihe führt.

Daneben ergibt sich aber noch eine weitere farblose *Beziehungsqualität* einer farbigen Empfindung, und zwar bestimmt durch die Ähnlichkeit mit einem bestimmten Grau: es ist der *Graucharakter*, die *hellere-dunklere Schattierung oder Nuance* einer Farbe (AUBERT; „shade“ nach MAXWELL, allerdings die Gesamthelligkeit mitbetreffend). Diese Qualität ist bestimmt durch die Relation des Weiß„anteils“ und des Schwarz„anteils“ in der Gesamtempfindung, also durch ein ganz bestimmtes Verhältnis der zugehörigen Empfindungsqualitäten, welches allerdings mangels eines psychischen Maßsystems selbst nicht faßbar ist — $N = f\left(\frac{W}{S} \text{ in } [F+W+S]\right)$. Besäßen wir ein solches, könnten wir den Farbgehalt — einschließlich der Größe der beiden farbigen Anteile bei jeder mischfarbigen Empfindung —, den Weißgehalt, den Schwarzgehalt messend erfassen, so würden natürlich diese drei bzw. vier Bestimmungsstücke zu einer durchaus erschöpfenden Charakteristik⁴ genügen. — Alle farbigen Eindrücke, welche durch homogene oder komplexe Lichter auf lichtlosem Grunde hervorgebracht werden — so die Farbstufen eines projizierten Spektrums —, sind heller nuanciert als das Eigengrau; nur durch gleichzeitigen Einfall helleren, speziell sog. weißen Lichtes sind unter Simultankontrast dunkler nuancierte Farbstufen zu produzieren. Solche erwecken bei gelbroten, gelben und gelbgrünen Farbentönen geradezu den *Eindruck einer besonderen Empfindungsgruppe*, welche man als *Braun* — vom Rotbraun durch das Gelbbraun bis zum Olivbraun — bezeichnet. Ihre Hervorrufung durch gelbrotes, gelbes oder gelbgrünes komplexes oder homogenes Licht bei simultaner oder sukzessiver Schwarzinduktion — wie überhaupt die Verhüllung von Farbstufen durch Schwarz — läßt sich einerseits am Nuancierungsapparate (nach HERING — vgl.

¹ GRASSMANN (Pogg. Ann. 89, 69 [1853]) unterschied Farbenton, Farbenintensität und Intensität des beigemischten Weiß als Qualitäten einer farbigen Empfindung.

² HERING, E.: G.-Z. S. 40. Vgl. zum Sättigungsbegriff auch die Ausführungen von F. DONATH: Neue psychol. Stud. 2, 139 (1926).

³ HERING, E.: L.S. § 29; G.-Z. S. 93ff. u. 108ff.

⁴ Eine solche versucht — allerdings auf Grund objektiver Lichtermessung — die OSTWALDSche Farbenormung (s. unten S. 307).

oben S. 298) bzw. an einem weißen Schirm mit farbig durchstrahltem Loch¹ (Zweizimmeranordnung) zeigen, andererseits durch Entwerfen eines schwarzen negativen Nachbildes, gewonnen durch vorausgeschickte längere Betrachtung eines weißen Feldes, auf entsprechend gefärbtem Grunde bei passender Beleuchtungsstärke².

Die als Nuance bezeichnete Relationsqualität einer farbigen Empfindung ist durchaus analog der Relationsqualität oder dem Graucharakter einer weiß-schwarzen Empfindung und nur durch das Danebenvorhandensein eines farbigen Empfindungs„anteiles“ kompliziert.

Ein Unterschied an psychischer Dignität oder Klassifizierung ist unter den einzelnen Beziehungsqualitäten: Farbenton von Mischfarben, Sättigung, Nuance, durchaus nicht zu machen. Einheitlich oder elementar sind nur die Qualitäten: Weiß-Schwarz, Rot-Grün, Gelb-Blau. Schon der Graucharakter einer farblosen Empfindung ist binär — ebenso der Farbencharakter von Mischfarben und nicht mehr und nicht weniger der Graucharakter oder die Nuance von farbigen Empfindungen. Die Qualität „Sättigung“ ist binär, insofern sie das Verhältnis von Farbe in der Gesamtempfindung bzw. das Verhältnis von farbigem und farblosem Empfindungs„anteil“ betrifft, wobei der erstere elementar oder binär sein kann, der letztere stets binär ist. Wollte man die Aufstellung von Beziehungsqualitäten für die Gesichtsempfindungen überhaupt bestreiten und nur Elementarqualitäten anerkennen, so müßte Grauqualität und Farbenton (von Mischfarben) als Attribut einer Gesichtsempfindung ebensogut fallengelassen werden wie die Qualitäten Sättigung und Nuance. Dazu besteht aber m. E. keinerlei Nötigung oder Berechtigung, — vielmehr erscheint die Aufstellung und Festhaltung aller vier Arten von Beziehungsqualitäten neben den sechs Elementarqualitäten für die Welt der Gesichtsempfindungen — zunächst ohne räumliche Bestimmtheit — überaus praktisch und fruchtbar³. Empfindungsanalytisch ist — beispielsweise für ein bestimmtes Orange — über das Verhältnis des roten und des gelben Empfindungs„anteiles“ nicht mehr auszusagen, als relativ „groß“ oder relativ „klein“, d. h. relativ nahe oder näher stehend dem Urrot, ferne oder ferner stehend dem Urgelb. Nicht einmal jenes ausgezeichnete Mittelorange ist einfach direkt feststellbar, in welchem die Rötlichkeit und die Gelblichkeit gleich stark sind. Ganz analoges, wie es schon bezüglich des Farbentones bemerkt wurde, gilt aber bezüglich der

¹ Vgl. die Produktion von Braun bei Nebeneinanderstellung eines weißen und eines lichtschwachen entsprechend farbigen Feldes bei E. HERING (u. F. HILLEBRAND): Sitzesber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III 98, 70, spez. 80 (1889). — G.Z. S. 54 ff. — S. auch H. v. HELMHOLTZ: Physiol. Optik 1. Aufl. S. 291; 3. Aufl. 2, 110.

² Vgl. A. TSCHERMAK: Erg. Physiol. 4, 726, spez. 773 (1904).

³ Die Unterscheidung von Qualität, Helligkeit und Stärke als der Attribute einer Gesichtsempfindung (C. STUMPF: Abh. preuß. Akad. Wiss., Phil.-hist. Kl. 1917) beinhaltet an erster Stelle eine Beziehungsqualität, welche bei bunten Eindrücken dem Farbenton entspricht, während an andererseits „Qualität“ und Helligkeit bei farblosen oder ungetönten Eindrücken nur begrifflich zu trennen sind. Das Attribut „Stärke“ bezeichnet nach STUMPF die Stellung zwischen Augenschwarz und dem Eindrucke des Sonnenlichtes, wobei für gewöhnliche Betrachtung angenäherte Gleichheit der Eindrücke an „Stärke“ angenommen wird. An absoluter Stärke muß dem Kontrastschwarz ein Plus gegenüber dem Eigengrau zuerkannt werden; dieses Attribut entspricht dem Empfindungsgewicht im oben vertretenen Sinne. Die relative „Stärke“ der Farbe in der Gesamtempfindung entspricht der Sättigung, welche STUMPF als bloße „Beziehung“ oder „Komplexqualität“ ablehnt — ein Charakter, welcher jedoch bereits dem Attribut „Qualität“ (— Farbenton) anhaftet. Vgl. auch H. EBBINGHAUS: Grundzüge der Psychologie, 4. Aufl., besorgt von K. BÜHLER, 2 Bde. Leipzig 1905, spez. S. 181; ferner die Ergebnisse der von der amerikanischen optischen Gesellschaft veranstalteten Rundfrage über Farbenbezeichnung: J. GUILD: Trans. opt. Soc. 27, 295 (1926), sowie A. KIRSCHMANN: Neue psychol. Stud. 2, 127 (1926).

Sättigung und der Nuance. Es fehlt eben durchwegs ein subjektives Maßsystem. Ein solches kann in Wahrheit auch hier nicht ersetzt werden durch irgendeine objektiv-physikalische Zahlencharakteristik, z. B. durch die Winkelgröße und das Größenverhältnis der Sektoren von farbigen und farblosen Kreisscheiben oder durch die Spaltbreiten oder sonstigen Intensitätseinheiten für bestimmte auserlesene Grundlichter, mittels deren Abstufung ein äquivalenter Eindruck, subjektive Gleichheit erreicht wird.

Wenn man durch Variation des Sektorenverhältnisses von zwei disparatfarbigen Papierscheiben oder durch Veränderung des Stärkenverhältnisses von zwei farbigen Lichtern den Farbenton abwandelt, so ändert man damit im allgemeinen gleichzeitig die Sättigung und die Nuance der Mischung, da die beiden Komponenten für sich zumeist nicht gerade dieselbe Sättigung und die gleiche Nuance besitzen werden. Ebenso wird bei Abstufung der Sättigung durch zunehmende Beimengung eines bestimmten Weiß, Grau oder Schwarz (ganz abgesehen von der Lichtreflexion der letzteren) im allgemeinen zugleich die Nuance geändert werden. Dasselbe gilt von dem Versuche, durch Wechsel der Intensität eines farbigen Lichtes die Nuance zu variieren: auch die Sättigung, ja bei mischfarbigen Lichtern selbst der Farbenton ändert sich mit. Der letztere kann sich auch verändern bei dem Versuche, durch Änderung farbloser Sektoren auf dem Kreisel bloß die Sättigung oder die Nuance eines farbigen Papiers abzustufen: dabei kommt einerseits eventuelle Intensitätsveränderung des farbigen Lichtes selbst oder ein nicht neutraler Charakter des verwendeten „farblosen“ Lichtes bzw. eine nicht neutrale Stimmung des beobachtenden Auges in Betracht. — Man kann durch entsprechende Einrichtungen zwar *hauptsächlich* die Abstufung des Farbtones oder der Sättigung oder der Nuance gut veranschaulichen, erreicht jedoch im allgemeinen keine reine, isolierte Veränderung einer einzelnen Beziehungsqualität. Andererseits ist eine objektive, zahlenmäßige Festlegung — nicht Messung! — eines bestimmten farbigen, ja auch nur eines farblosen Eindruckes angesichts der Variabilität des Zustandes des Beobachters und der individuellen Verschiedenheiten nur relativ grob möglich. Dabei ist zum mindesten eine möglichste Konstanz der Beobachtungsbedingungen zu erstreben, speziell Gleichheit des Zustandes des Beobachters — beispielsweise Herstellung von Neutralstimmung durch Lichtabschluß von 5 Minuten, Beobachten bei einer nach N.K.-Stärke und Qualität festgelegten Beleuchtung. Für zahlreiche praktische Zwecke, besonders der Farbenindustrie, wird natürlich eine solche *Normung der Farben* durch Identifikation mit bezeichneten Gliedern einer Vergleichsskala, also einer Tafel von Ton-, Sättigungs- und Nuancierungsstufen, noch besser durch zahlenmäßige Charakterisierung der Komponenten einer gleicherscheinenden Mischung von bestimmten Grundlichtern oder bestimmten Farbstoffen in einem geeigneten Apparate ausgeführt, hohe Bedeutung besitzen — schon aus Gründen internationaler Verständigung. Speziell gilt dies von der numerischen Charakterisierung am Normungspolarimeter oder Chrometer von OSTWALD¹. Dabei wird der Farbkreis in 100 Stufen geschieden und der Weißgehalt auf Grund der Helligkeit bei Beleuchtung mit gleichfarbigem Lichte, der

¹ OSTWALD, W.: Z. physik. Chem. **91**, 129 (1916); **92**, 222 (1917) — Physik. Z. **17**, 322, 352 (1916); **22**, 81 (1921); dazu Z. Sinnesphysiol. **50**, 153 (1918) (gegenüber J. v. KRIES: Ebenda **50**, 117 [1918]) — Abh. sächs. Ges. Wiss. **34**, Nr 3 (1917) — Z. techn. Physik **1**, 173, 261 (1920) — Dtsch. med. Wschr. **48**, 1237 (1922) — Mbl. Augenheilk. **70**, 577 (1923); — Die Farbenfibel, 11. Aufl., Leipzig 1925 — Die Farbschule, 4.–5. Aufl., Leipzig 1924 — Die Farbenlehre, 5 Bde. (1. Bd. 2. Aufl.; 2. Bd. 2. Aufl. 1921). Leipzig ab 1918 — Einführung in die Farbenlehre, Leipzig 1919 — Farbnormen und Farbenharmonien, 2. Aufl., Leipzig 1920; Farbkunde, Leipzig 1923 — Farbentonleitern, Leipzig 1924 — Farbnormenatlas, 2. Aufl., Leipzig 1926. Siehe ferner die Sammelschrift: Die Farbe. — Vgl. dazu kritisch J. v. KRIES: Z. Sinnesphysiol. **50**, 117 (1919).

Schwarzgehalt auf Grund der Helligkeit bei Beleuchtung mit gegenfarbigem Lichte bestimmt und daraufhin der Farbenton, der Reinheitsgrad und der Weißgehalt durch je zweiziffrige Zahlen ausgedrückt; der farbige Eindruck wird sonach durch eine sechsziffrige Kennzahl charakterisiert und durch eine solche numerische Formel innerhalb gewisser Grenzen festgelegt.

Der Physiologe kann allerdings nicht umhin, zu betonen, daß die meisten Charakterisierungssysteme oder Farbenskalen gegenüber der tatsächlichen Fülle unterscheidbarer Farbenstufen (Farbtöne, Sättigungsstufen und Nuancen) relativ stufenarm und grob zu nennen sind. So bleibt die schematische Voraussetzung von bloß 72 (CHEVREUL) oder 100 Farbtönen (DONDERS) und 2500 unterscheidbaren Stufen überhaupt (OSTWALD) weit zurück hinter der tatsächlichen Unterscheidbarkeit von etwa 230 (v. KRIES) bis 500 Tonstufen¹ (OSTWALD), von 20000 (HERSCHEL), ja 300000—600000 (v. KRIES) oder gar von 2 Millionen (H. WILSON) Stufen an Ton, Sättigung, Nuance. Vor allem aber findet man vielfach den argen Irrtum verbreitet und vertreten, als ob mit Angabe der physikalischen Lichter bzw. Lichtgemische oder Pigmente die Empfindungsqualitäten, speziell der Farbenton, bereits festgelegt wären und die individuellen Unterschiede sowie die Variationen für dasselbe Individuum nach Zustand und Kontrastverhältnissen² unbedeutend und vernachlässigbar wären. Die Fiktion eines konstanten „Normalauges“ ist einfach unmöglich! Wie unzutreffend solche Voraussetzungen sind, zeigt am deutlichsten die später darzulegende Verschiedenheit bezüglich des Urrots und des Urgrüns, ja der drei Kardinalpunkte im Spektrum überhaupt, je nach Typus, Individualität, Zustandslage. Der Physiologe muß eine Festlegung oder Normung von Farben ohne Rücksicht auf die Variabilität des Beobachters als unmöglich bezeichnen. Von diesem Standpunkte kann man daher der Farbenormung nur einen praktischen Wert an relativ grober Orientierung und Klassifizierung beimessen, wie sie zwar dem Farbentechniker, nicht aber dem Sinnesphysiologen genügt. Speziell darf man den bei der Normung, d. h. physikalischen Äquivalenzcharakterisierung ermittelten „Rot-, Gelb-, Weiß-, Schwarzgehalt“ einer bestimmten Farbe nicht als identisch betrachten mit der Zusammensetzung der ausgelösten Farbenempfindung. Farbenmessung und Farbenormung bedeutet nicht Empfindungsanalyse und Empfindungsmessung³; das subjektive System der Farbenempfindungen bleibt objektiv un-

¹ In der (unvollständigen) Farbentonfolge des Spektrums lassen sich nach den Befunden von UHTHOFF 165, nach JONES 128, nach LAURENS und HAMILTON 161 bzw. 207 — im Mittel also etwa 165 — Tonstufen unterscheiden (vgl. unten S. 338 Anm. 1).

² W. OSTWALD selbst betrachtet seine Farbenormen und Farbenharmonien als unabhängig vom Kontrast (Die Farbe 1921, Nr 16, 1).

³ Die Methodik der sog. Farbenmessung liegt außerhalb des Rahmens dieser Darstellung. Es genüge diesbezüglich auf die älteren Darstellungen von W. ROOD (Modern chromatics, New York 1879) und W. ABNEY (Colour Measurement and Mixture, London 1891) und speziell auf die Werke von W. OSTWALD und die zitierte Darstellung von O. ZOTH, ferner auf M. LUCKIESH (Colour and its applications, New York 1921), C. PULFRICH (Z. Instrumentenkd. 45, 35 [1925]; Handb. d. physik. Optik 11, 94 [1926]) sowie auf FR. BOHNENBERGER (Tübing. naturwiss. Abh. 1924, H. 7; Z. Sinnesphysiol. 57, 224, 294 [1926]) und K. MIESCHER (ebenda 57, 46, 72, 101, 111, 116, 122 [1925]) zu verweisen. — Speziell erwähnt sei noch die Verwendung „hellmöglicher Farben“, d. h. Ausschnitte aus superponierten Spektren bei relativ breitem Spalt (besonders KIRSCHMANN, SCHRÖDINGER, LUTHER) zu einer spektrophotometrischen Charakteristik der Farben durch S. RÖSCH: Physik. Z. 29, 83 (1928). — Bezüglich Farbenästhetik genüge der Hinweis auf L. GUAITA: La scienza dei colori e la pittura. Milano 1893. — RAEHLMANN, E.: Über Farbensehen und Malerei, 2. Aufl., München 1902. — EXNER, F.: Zur Charakteristik der schönen und häßlichen Farben. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa 111, 1 (1902). — HEINE, L. u. LENZ: Über Farbensehen, besonders der Kunstmaler. Jena 1907. — BOIGEY, M.: La science des couleurs et l'art du peintre. Paris 1923. — OSTWALD, W.: Die Harmonie der Farben. 4. — 5. Aufl. Leipzig 1923 — Farbnormen und Farbharmonien. Leipzig

erreichbar. — Nachträglich sei bemerkt, daß mit der Aufstellung der drei Beziehungsqualitäten: Farbenton, Sättigung, Nuance nicht behauptet werden soll, daß sich dieselben unter allen Bedingungen, auch von Ungeübten klar und bestimmt unterschieden werden können. Ist doch schon der übliche Sprachgebrauch diesbezüglich ein recht unexakter! Aber auch ein geübtes Auge wird speziell bei unsatten Eindrücken öfters in Verlegenheit kommen. Es empfiehlt sich, ohne die Analyse nach Helligkeit, Farbenton, Sättigung, Nuance abzuwarten, allgemein von „Farbstufen“ zu sprechen, und zwar ebensogut von weiß-schwarzen oder unbunten wie von bunten.

An den farbigen Empfindungen ist endlich, ganz ähnlich wie an den farblosen, noch eine Qualität, nämlich die subjektive *Helligkeit* festzustellen, bezüglich welcher sogar Farbe mit Farbe, ebenso wie Farbe mit Grau verglichen und gleichgesetzt werden kann (sog. heterochromatische Photometrie — vgl. unten S. 369). Diese Empfindungsqualität erscheint nach Intensität abgestuft, ohne aber einfach meßbar zu sein. Daß sie nicht etwa der Stärke des Lichtreizes gleich oder einfach parallel zu setzen ist, wird noch später auszuführen sein. So „eindringlich“ die Qualität Helligkeit zu nennen ist, so kommt ihr doch eine andere Dignität zu, als den bisher behandelten Elementar- und Beziehungsqualitäten, da von diesen keine durch die anderen Qualitäten bereits bestimmt, sozusagen bereits in den anderen „enthalten“ ist, während dies für die Qualität Helligkeit nicht zu bestreiten ist. Während Farbcharakter, Graugehalt und Graucharakter im Prinzip ganz unabhängig voneinander variabel sind — bei praktischer Anwendung einer bestimmten Strahlung ergeben sich freilich charakteristische Bindungen —, wird durch Farbenton, Sättigung und Nuance die Gesamthelligkeit der Empfindung bereits absolut festgelegt, sozusagen integrativ bestimmt. Doch entspricht diese abgeleitete oder resultierende Qualität wieder nicht einfach der Gesamtintensität oder dem Gewicht des subjektiven Eindruckes, weil ja der Schwarzanteil dabei nicht positiven, sondern höchstens negativen Einfluß nimmt. Es wird unten gezeigt werden, daß speziell die relative Helligkeit farbiger Eindrücke in erster Linie von der Helligkeit oder Weißlichkeit des in bestimmter Menge gegebenen farblosen „Anteiles“ bzw. von der Nuance bestimmt wird. Doch sei damit ein Einfluß der Farbe bzw. der Sättigung auf die Helligkeit nicht ausgeschlossen¹. Verlieren doch farbige Eindrücke bei möglichstster Sättigung nicht die Qualität Helligkeit. Es erscheint auch prinzipiell nicht notwendig, daß alle Farbentöne bzw. alle Urfarben in gleicher Weise die Gesamthelligkeit beeinflussen. Es besteht immerhin die Möglichkeit, daß sie dies in spezifisch verschiedener Weise tun. Auffallend ist, daß satte Rot- und Gelbstufen allgemein gesprochen heller erscheinen als satte Grün- und Blaufarben. Dementsprechend wurde dem Rot und Gelb ein spezifisch erhellender, dem Grün und Blau ein spezifisch verdunkelnder Einfluß auf die Gesamthelligkeit zugeschrieben (Eigenhell und Eigendunkel der Farben nach HERING², Theorie der spezifischen Helligkeit der Farben von HILLEBRAND — vgl. unten S. 377). Allerdings bedürfen die bisher für eine solche Annahme vorgebrachten

1925. — ALLESCH, G. J. v.: Die ästhetische Erscheinungsweise der Farben. Psychol. Forsch. 6. 1, 215 (1925), auch sep. Berlin 1925. — BERNSTEIN, M.: Die Schönheit der Farbe in der Kunst und im täglichen Leben, 2. Aufl. München 1925.

¹ Auch F. EXNER (Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa 128, 71 [1919]), welcher die Helligkeit einer farbigen Empfindung ausschließlich durch ihren Weißwert bestimmt erachtet und einfach als Empfindungsintensität ansetzt, nimmt bei größerer Lichtstärke eine über die wahre Helligkeit täuschende Komplizierung des Eindruckes durch sog. „Farbenglut“ an. J. v. KRIES [Arch. (Anat. u.) Physiol. 1882, Suppl. 1] unterscheidet Farbenton, Sättigung und „Stärke“, d. h. Helligkeit.

² HERING, E.: G.-Z. S. 58 ff.

Erfahrungsgründe heute einer kritischen Revision (vgl. unten S. 377), nachdem für die Verschiebung der relativen Helligkeit farbiger Lichter beim Übergang vom Tag- zum Dämmerungssehen, also vom Hell- zum Dunkeladaptationszustand des Auges (PURKINJESCHES Phänomen), nämlich für das relative Hellererscheinen kurzwelliger, zuvor etwa blau, jetzt farblos-weißlich erscheinender Lichter und für das relative Dunklererscheinen langwelliger, zuvor etwa rot, jetzt farblos-schwärzlich erscheinender Lichter nicht bloß ein Wegfall der farbigen Empfindungs„anteile“, sondern auch eine ungleichmäßige Veränderung der farblosen „Anteile“, also des Graucharakters selbst in Betracht kommt. Ähnliches gilt von der ungleichmäßigen Helligkeitsänderung beim Übergang in das indirekte Sehen (Theorie der adaptativen und regionalen Veränderung der relativen „Weißvalenzen“ nach A. TSCHERMAK — vgl. unten S. 383, 444). Anders steht es bezüglich der Helligkeitsveränderung beim Übergang vom Farblos- zum Farbsehen *ohne* Änderung des Adaptationszustandes und der Netzhautstelle, also bei Wechsel der beiden Sehweisen des dunkeladaptierten Auges (vgl. unten S. 378; betreffs Additivität der Helligkeiten S. 399). Ohne weiteres klar und sicher ist der Einfluß, welchen der Weiß„anteil“ auf die Gesamthelligkeit besitzt, und zwar je nach seiner absoluten Stärke bzw. je nach dem Verhüllungsverhältnis zum farbigen „Anteile“ und je nach dem Nuancierungsverhältnis zum schwarzen „Anteile“. Zweifellos stellt die Helligkeit einer farbigen Empfindung nur eine Integrationsqualität, keine Elementarqualität, aber auch keine Relationsqualität dar. Man mag die von Nuance, Sättigung, Farbenton abhängige gemeinsame Funktion „Helligkeit“ vergleichen mit der absoluten chemischen Reaktion in einem chemischen System, auf welche verschiedenartige, nebeneinander bestehende Stoffe oder Prozesse gemeinsam Einfluß nehmen.

Endlich dürfen wir den farbigen Empfindungen ebenso wie den farblosen eine der Gesamtgröße ihrer einzelnen „Anteile“ entsprechende Qualität, ein sog. *Empfindungsgewicht*, zuschreiben, welches bei hellen Farbstufen größer ist als bei dunklen, aber doch wieder nicht einfach mit Helligkeit gleichzusetzen ist. Dasselbe bedeutet auch nicht einfach Empfindungsintensität in dem Sinne, wie sie den Gehörs- oder Tastempfindungen zukommt, d. h. eine von der Empfindungsqualität unabhängig variable Quantität. Eine Intensität in diesem Sinne fehlt den Gesichtsempfindungen geradezu (HERING, HILLEBRAND¹). Auch ist über Gewichtsgleichheit verschiedenartiger Gesichtseindrücke keine Aussage möglich — im Gegensatz zu Helligkeitsgleichheit.

Durch die Scheidung von Physik des Lichtreizes und Physiologie des Reizeffektes und durch das Ausgehen von der vorurteilslosen Empfindungsanalyse sind wir genügend vor dem Kardinalfehler gewarnt, Farbenton und Wellenlänge, Sättigungsstufe und Beimengung von unzerlegtem Licht, Helligkeit und Lichtstärke, Farbenmannigfaltigkeit und Zahl gewählter Grundlichter gleich oder auch nur parallel zu setzen.

B. Das System des Farbensinnes.

Die Grundlagen für ein natürliches System des Farbensinnes erscheinen bereits gegeben mit der Ableitung von sechs Elementarqualitäten und drei Beziehungsqualitäten — nebst der Integrationsqualität „Helligkeit“ — und mit der Aufstellung eines primären Nebeneinandergegebenseins von Weiß und Schwarz und der Möglichkeit einer sekundären Verweißlichung oder Verschwärz-

¹ HERING, E.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **69**, 1 (1874). — HILLEBRAND, F.: Ebenda **98**, 1 (1889). — Vgl. auch TH. ZIEHEN: Leitfaden der physiol. Psychologie. 12. Aufl. Jena 1924.

lichung, einer einfachen oder binären Verfärbung, wobei sich Gegenfarben kontradiktorisch-alternierend ausschließen. Es handelt sich jetzt nur mehr um die begriffliche und bildliche Zusammenfassung zu einem Gebäude nach rein empfindungsanalytischen Grundsätzen. Den ersten Schritt hiezu haben wir bezüglich der Grauempfindungen bereits unternommen durch ihre Ordnung in eine Qualitätsreihe nach dem Verhältnis von Weißlichkeit und Schwärzlichkeit ($W:S$ — vgl. Abb. 119 und 120) und durch die bildliche Darstellung als eine Reihe paralleler Strecken oder Stäbe, welche von Null bis zu einem Maximalwert in den Weiß-Halbraum hinaufsteigen bzw. im Schwarz-Halbraum von einem Maximalwerte bis Null abnehmen.

Für die Mannigfaltigkeit der Farbtöne empfiehlt sich das Radiantenschema des Farbentons: ein allseitwendiges Büschel von Halbstrahlen in einer Ebene, unter denen — entsprechend der Verträglichkeit jeder Urfarbe mit den beiden von ihr nur disparat verschiedenen Nachbar-Urfarben und entsprechend der Gegensätzlichkeit des Vorkommens zur vierten sozusagen kontradiktorischen Urfarbe — vier rechtwinklig zueinander stehende Halbstrahlen die vier Urfarben bezeichnen. Dabei mag Urrot der positiven Y -Halbachse, Urgelb der positiven X -Halbachse, Urgrün der negativen Y -Halbachse, Urblau der negativen X -Halbachse eines rechtwinkligen Koordinatensystems entsprechen und dabei die rotgelbe Übergangsreihe den ersten, die blaurote den zweiten, die grünblaue den dritten, die gelbgrüne den vierten Quadranten ausfüllen. Die Richtung ($y = mx$) der mischfarbigen Halbstrahlen, welche zwischen den als Halbachsen ausgezeichneten urfarbigen Halbstrahlen laufen, wird unter Bezugnahme auf diese entweder durch das Verhältnis der Projektionen, also von Ordinate und Abszisse ($m = \frac{y_E}{x_E}$), oder durch die Relation der zugehörigen Bogenwerte ($m = \frac{\text{arc}_Y}{\text{arc}_X}$) charakterisiert — beispielsweise in Abb. 123 durch das Koordinatenverhältnis $\frac{gr}{ge}$. — Dementsprechend kann man die Mannigfaltigkeit der Farbtöne auch durch einen Kreis darstellen, der im obigen Schema gleichweit vom Ursprung abliegende Punkte der Halbstrahlen verbindet. Bereits NEWTON¹ und GOETHE haben die Darstellungsform eines Farbenkreises verwendet. NEWTON, AUBERT, E. v. BRÜCKE, OSTWALD ordneten die Farben, welche bei geeigneter Lichtermischung Weiß ergeben, also die Kompensationsfarben einander gegenüber; GOETHE sowie SCHOPENHAUER stellten nicht empfindungsanalytisch die Gegenfarben, beispielsweise Urrot und Urgrün, einander gegenüber, sondern auf Grund von Beobachtung mit dem durch Tageslicht verstimmtten Auge die einander im Sukzessivkontrast oder Nachbild fordernden Farben, welche unter diesen Bedingungen von den ersteren in charakteristischer Weise abweichen (vgl. S. 474). Einen rein empfindungsanalytisch begründeten Farbentonkreis² mit Viertelung durch die einander paarweise gegenüber geordneten vier Kardinalpunkte hat E. HERING³

¹ NEWTON, J.: *Optik* 1; Ostwalds Klass. d. exakt. Wiss., spez. Prop. VI. A. 2, S. 100.

² Vgl. dessen neueste Darstellung in nach W. OSTWALD genormten Buntpapieren (mit eingeschlossenen Sektoren gleich heller Graustufe, also unter Vermeidung von Helligkeitskontrast), welche allerdings im Blaugrün weniger fein abgestuft sind als im Rotgelb, seitens R. MATTHAEI (Pflügers Arch. 210, 623 [1925] — Skand. Arch. Physiol. [Berl. u. Lpz.] 49, 183 [1926]); ferner W. OSTWALD: Die Farbkreise. 3. Aufl. Leipzig 1926. — Neben der in obiger Darstellung verwendeten Teilung nach Kardinalpunkten ist eine „gleichabständige Teilung“ möglich, bei welcher der Unterschiedsschwelle der Farbentonänderung überall ein gleicher geometrischer Schritt entspricht (F. BOHNENBERGER: Z. Sinnesphysiol. 57, 224 [1926]). RUNGE und CHEVREUL dritteln den Kreis durch die drei Hauptfarben der Malerei: Rot, Gelb, Blau. Vgl. auch F. WEISSENBORN: Neue psychol. Stud. 2, 309 (1926).

³ HERING, E.: L.-S.; G.-Z. S. 41 ff.

aufgestellt (vgl. Abb. 122), wobei er von der erwähnten Diskrepanz von Gegenfarbe und empirischer Kontrastfarbe sowie Kompensationsfarbe zunächst ab-sah, zumal da dieselbe bei chromatischer Neutralstimmung des Auges in Wegfall kommt (vgl. unten S. 407, 450, 486). In diesem zeigen der rötliche und der grünliche, der gelbwertige und der blauwertige Anteil, ebenso jede zweifarbige Reihe denselben Wert, nämlich 180° bzw. 90° .

Das Kreisbild gestattet zugleich eine Versinnbildlichung der Sättigungsabstufung — bei allerdings konstant gedachter Nuance —, wenn man — wie dies bereits NEWTON in Form seiner Farbentafeln getan — den Ursprung des Halbstrahlenbüschels als farblos bzw. als Weiß oder Schwarz oder ein bestimmtes Grau annimmt und den Abstand vom Nullpunkt als Maß der Sättigung ansetzt: Farbeindrücke gleicher Sättigung oder Verhüllung liegen dann auf demselben Kreise, ungleich satte auf einem Polygon, maximal satte auf einem Kreise von unendlich großem Radius. — Bei der obigen Darstellungsweise wird allerdings die Größe des farbigen Anteiles *geometrisch* wie die Resultierende in einem Kräfte-



Abb. 122. Vollständige Farbentonfolge oder Farbentonkreis nach E. HERING mit Gegenüberstellung der kontradiktorischen Farben.

wir uns eine unendliche Schar von parallelen Ebenen denken, deren jede eine andere Graustufe bezeichnet, so daß die weißnuancierte Farbenton-Sättigungs-scheibe unendlich weit im oberen Halbraum, die Scheibe mit einem schwarzen Zentrum extrem weit im unteren Halbraum zu liegen kommt. Befriedigender erscheint eine Vereinigung des Graustufenschemas (vgl. Abb. 119 bzw. 120) als Nuancencharakteristik mit dem Radiantenschema des Farbentones und dem Zentralabstandsschema der Sättigung zu folgender dreidimensionaler Darstellung (*Dreidimensionalschema einer Farbenempfindung* nach A. TSCHERMAK vgl. Abb. 123).

Die farbigen Gesamtempfindungen seien versinnbildlicht durch Strecken oder Stäbe, welche in ein dreidimensionales Koordinatensystem parallel zur Z-Achse

¹ Für einen bestimmten Farbenton lassen sich alle möglichen Nuancen und Sättigungsstufen darstellen durch die Inhaltspunkte (und zwar Nuancen = Punkte desselben Radianten, Sättigungsstufen = Punkte einer Parallelen zur Weiß-Schwarz-Seite) in einem Dreieck, an dessen erster Ecke der reine Farbenton, an dessen zweiter Ecke reines Weiß, an dessen dritter reines Schwarz gedacht sei (Nuancierungs- und Verhüllungs-dreieck nach E. HERING, Sitzsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III 69, § 39 [1874]; G.-Z. S. 50). Die Abstufung des Farbentons stellt derselbe Autor (G.-Z. S. 44) dar durch ein Rechteck, dessen eine Vertikalseite einer, dessen andere Vertikalseite einer disparaten Urfarbe entspricht; die Teilung durch eine Diagonale gestattet für jeden Zwischenpunkt der Grundseite ein zugehöriges Verhältnis von zwei urfarbigen Koordinaten abzulesen.

parallelogramm bzw. nach der pythagoräischen Formel $f = \sqrt{(\pm x_E)^2 + (\pm y_E)^2}$ bewertet, nicht arithmetisch als Summe von zwei urfarbigen Anteilen $\{[(\pm x_E) + (\pm y_E)]\}$. Bei Anwendung des letzteren Prinzipes ergäbe sich als geometrischer Ort gleicher Sättigung nicht ein Kreis, sondern ein Quadrat mit der X- und der Y-Achse als Diagonalen. Aus Gründen der Anschaulichkeit, sowie um zu betonen, daß eine mischfarbige Empfindung nicht wahrhaft aus zwei disparat-urfarbigen Anteilen zusammengesetzt ist, sei hier der ersteren Darstellungsweise der Vorzug gegeben.

Um auch die Variabilität an Nuance¹ oder Schattierung darzustellen, müssen wir zur dritten Dimension greifen. So können

— mit oberer Halbachse für Weiß und unterer Halbachse für Schwarz — innerhalb eines der vier Räume, welche dem ersten oder Rot-Gelb-Quadranten, dem zweiten oder Rot-Blau-Quadranten, dem dritten oder Blau-Grün-Quadranten, dem vierten oder Grün-Gelb-Quadranten zugehören, eingeordnet erscheinen. Reine Variation der Höhenlage der Strecke bis zum Extrem einer bloßen Berührung des einen Streckenendes mit der XY -Ebene würde eine Änderung der Nuancierung bis zu reiner Weißlichkeit oder reiner Schwärzlichkeit bei Konstanz von Farbenton und Sättigung bedeuten. Festhalten der Höhenlage bei jedweder seitlicher Verschiebungsmöglichkeit bezeichnet Konstanz der Nuance bei freier Variation von Farbenton und Sättigung — erstere durch Überführung der Strecke in einen anderen Farbentonalstrahl, und zwar längs eines bestimmten Kreises bzw. Zylinders (unter geometrisch-pythagoräischer Größenbewertung der X - und Y -Koordinaten!), letztere durch radiäres Hinausführen der Strecke in einem und demselben Halbstrahl. Dem farblosen Empfindungs„anteile“ entsprechen die Projektionen auf die Z -Achse bzw. auf die Weiß- und die Schwarzhalbachse, den farbigen die Projektionen auf X - und Y -Achse; während die Nuance durch das Verhältnis $\frac{+z_E}{-z_E}$ und der Farbenton durch das Verhältnis $\frac{\pm y_E}{\pm x_E}$ gekenn-

zeichnet ist, erfolgt dies für die Sättigung durch den Größenwert von r_E , d. h. durch den Abstand von der Z -Achse. Die Voraussetzung einer zwangsläufigen Koppelung von Nuance und Empfindungsgewicht (und zwar des farblosen Empfindungs„anteiles“, wie im Schema Abb. 120 dargestellt) würde eine gebundene Veränderung der absoluten Länge der in das Koordinatensystem eingestellten Stabstrecke mit jeder Änderung ihrer die Nuance bezeichnenden Höhenlage erfordern. — Nur nebenbei sei bemerkt, daß sich für den Partiielfarbenblinden bzw. für den Rot-Grün-Blinden und den Gelb-Blau-Blinden das System der Farbenempfindungen von einem dreidimensionalen auf ein zweidimensionales reduziert, d. h. auf die gelb-blaue oder die rot-grüne Vertikalebene, welche zugleich die Weiß-Schwarz-Achse einschließt. Für den Totalfarbenblinden ergibt sich ein eindimensionales System, d. h. die Weiß-Schwarz-Achse allein.

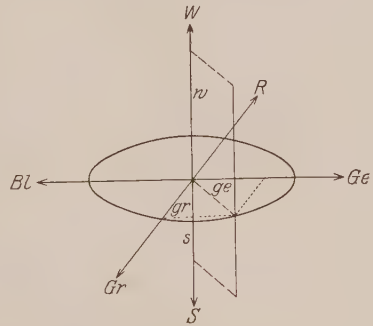


Abb. 123. Dreidimensionalschema einer Farbenempfindung nach TSCHERMAK. Charakteristik einer farbigen Empfindung (z. B. Gelbgrün) nach der Weiß- und der Schwarzhalbachse sowie nach der Rot- oder Grünhalbachse und nach der Gelb- oder Blauhalbachse.

Eine räumliche Darstellung des Systems der Farbenempfindungen wurde von CHEVREUL¹ gegeben in Form einer Halbkugel, die sich auf seinem Farbentonskreis zu 22 Sektoren aufbaut, dessen Zentrum unter zehnfacher Sättigungsabstufung Weiß, dessen äußerste Peripherie nach zehnfacher Sättigungsabstufung Schwarz einnimmt, während sich 20 Parallelkugelschalen entsprechend 20 verschiedenen Graustufen darüberordnen. Auf diesem System fußt die internationale Farbenskala nach RADDE², welche 21 Farbtöne in je 42 Sättigungsstufen und Nuancen, also 882 Farbstufen aufweist. Von mehreren Autoren (LAMBERT,

¹ CHEVREUL, E.: Mém. de l'acad. des sci. 33 (1867); 41 (1879) — Des couleurs et leurs applications. Paris 1864. — KLINCKSIECK, P. u. TH. VALETTE: Code des couleurs. Paris 1908.

² RADDE, O.: Internationale Farbenskala. Paris-Hamburg 1878. — Vgl. auch W. ROOD: Modern Chromatics. New York 1879. — ABNEY, W. de W.: Colour Measurement and Mixture. London 1891. — BAUMANN: Neue Farbentonskarte, System Prase (mit 1359 Stufen). Aue i. Sa. 1912.

AUBERT) wurde ein *Farbenkegel* angegeben, in dessen Basiskreis alle Farbtöne an der Peripherie, Weiß im Zentrum stehen, während Schwarz die Spitze des Kegels einnimmt, also jedes Schnittdreieck einem Nuancierungs- und Verhüllungs-dreieck (s. oben S. 312 Anm. 1) entspricht. Die Vorzugsstellung der urfarbigen Farbtöne kommt in der *Farbendoppelpyramide*¹ zum Ausdruck, an deren oberer und unterer Spitze Weiß und Schwarz stehen, während die Ecken der quadratischen Basis mit Rot, Gelb, Grün, Blau in maximaler Sättigung bezeichnet erscheinen; ein Aufsteigen entlang der oberen Halbachse führt zu helleren, ein Absteigen entlang der unteren zu dunkleren Nuancen, während eine Annäherung an die Weiß-Schwarz-Achse Minderung der Sättigung, Abstands-gleichheit Übereinstimmung im Sättigungsgrade bedeutet. Nach demselben Prinzip — nur ohne Auszeichnung der vier Urfarben — ist der *Farbendoppelkegel* (OSTWALD²) konstruiert; sein Basiskreis entspricht den maximal gesättigten Farbstufen bzw. den Spektralfarben — mit willkürlicher Einteilung in 100 Stufen —, welche gegen die Achse zu in trübere Stufen übergehen, und zwar bis in Weiß an der oberen, bis in Schwarz an der unteren Kegelspitze. Ein Hauptschnitt des Kegels enthält an der äußeren Ecke die gesättigte Farbe, an der oberen Weiß, an der unteren Schwarz, an der einen Kante die „hellklare“, an der anderen die „dunkelklare“ Reihe der Sättigungsstufen³, im Inneren die „trüben“ Reihen der Graustufungen der Farbe, entsprechend der Kegelachse die Grauleiter. Andererseits wurde ein *Farbenwürfel* mit 343 Farbstufen zusammengestellt, welche aus drei „den drei Grundfarben nahekommenden“ Farbstoffen (Sulforhodamin B. Chinolingelb, Patentblau — wobei Mengung der beiden letzteren Grün ergibt) in bestimmten Verhältnissen kombiniert wurden⁴.

II. Licht und Farbe.

(Photogenie der Farbenempfindungen.)

A. Reizbarkeit des Sehorgans.

Durch die vorausgeschickte, rein subjektivistische Analyse der psychischen Endeffekte, die Feststellung ihrer Qualitäten und ihre Systematik sind jene

¹ Vgl. dazu T. H. LAMBERT: Ostwalds Farbenlehre, Abt. I, Nr 28–29 (ursprünglich Berlin 1772). — HELMHOLTZ, H. v.: Physiol. Optik 1. Aufl. S. 283; 3. Aufl., 2, 111. — WUNDT, W.: Physiol. Psychol. 1, 504 (1893). — ZINDLE, K.: Z. Psychol. 20, 225 (1899). — MEINONG, A.: Z. Psychol. 33, 1 (1903). — EBBINGHAUS, H.: Grundzüge der Psychologie. 2. Aufl., 1, 184. Leipzig 1905. — HÖFLER, A.: Z. Psychol. 58, 356 (1911). — HILBERT, R.: Klin. Mbl. Augenheilk., N. S. 13, 279 (1912). — Vgl. auch die allgemeinen Ausführungen von J. v. KRIES: Über geometrische Darstellung von Empfindungsmannigfaltigkeiten. Z. Sinnesphysiol. 56, 281 (1925).

² OSTWALD, W.: Der (große) Farbkörper. 2. Aufl. Leipzig 1926 — Der kleine Farbkörper. Leipzig 1923 — Die Farbentonleitern. Leipzig 1924 — Die Farbenkreise. 3. Aufl. Leipzig 1926 — Der Farbnormenatlas. 3. Aufl. Leipzig 1926.

³ Angesichts des Umstandes, daß kein bestimmtes Weiß und Schwarz als ideales (hellst- oder dunkelstmögliches) bezeichnet werden kann, erscheint mir die Heraushebung der Mischungsstufen von Farbe und „Weiß“ oder „Schwarz“ als „hellklare“ und als „dunkelklare“ Reihe und deren Sonderung von den Mischungsstufen mit Grau als „trüben“ Reihen (nach OSTWALD) prinzipiell unberechtigt, für die Farbenpraxis immerhin brauchbar.

⁴ BECKE, M.: Über das Wesen der Farben und des Farbensehens. Mitt. Forschungsinst. Textilind. Wien 1920; Österr. Chem.-Z. 1920, Nr 5 — Einführung in die natürliche Farbenlehre. Reichenberg 1925. — Ähnlich verwendet CHAVKIN für seinen Farbenkreis (München 1912) Carminrot, Chromgelb, Ultramarin neben Schwarz auf weißem Untergrund. Hingegen benutzt J. MOLLISON (Arch. f. Anthrop. 12, 187 [1913]) von vornherein vier lichtbeständige Pigmente, nämlich Zinnoberrot, Cadmiumgelb, Chromoxydgrün, Ultramarinblau — abgestuft mit Zinkweiß.

Voraussetzungen bezeichnet, auf welchen die Lehre von der Beziehung zwischen Lichtreiz und Farbe fußen muß, und denen eine einwandfreie Darstellung dieses Verhältnisses Genüge zu leisten hat.

Das Licht stellt zwar den physiologischen Reiz dar, für dessen Aufnahme und Auswertung das Sehorgan speziell eingerichtet ist und der daher in der älteren Physiologie als homolog oder adäquat bezeichnet wurde, wohl aber ist das Sehorgan — worunter wir (nach E. HERING) den ganzen, dem Sehen dienenden Apparat vom Augapfel bis zur Sehrinde verstehen — auch für gewisse andere Einwirkungen empfänglich. Auch läßt dieser Teil unseres Nervensystems neben exogenen, speziell photogenen Reizwirkungen endogene oder spontane Vorgänge sich bewußt auswirken, wie sie speziell dem Eigengrau zugrunde liegen, so daß wir allgemein von „Regungen des Sehorgans“ sprechen können (HERING). Das Sehorgan beantwortet — wie alle differenzierten Organe oder Gewebe — Reize gemäß dem *Gesetze der spezifischen Energie*¹ in einer endogenen, in sich selbst bestimmten Reaktionskategorie, speziell in der Sprache der Gesichtsempfindungen, wobei nur deren Modalitäten in einer gewissen, allerdings nicht einfachen und ausschließlichen Abhängigkeit von gewissen physikalischen Eigentümlichkeiten des Reizes stehen. Ein solcher Zusammenhang ergibt sich zwischen Farbenton der Empfindung und Wellenlänge des Lichtes.

Als sog. heterologe oder inadäquate Reize seien zunächst namhaft gemacht *mechanische Einwirkungen*, so Druck auf den Augapfel — etwa örtlich durch ein stumpfes Stäbchen ausgeübt. Dabei ist infolge Reizung der Netzhaut das *Druckphosphän*² zu beobachten, welches bei relativ dunklem Grunde die Gestalt einer hellen Scheibe mit dunklem Saume hat, bei relativ hellem Grunde sich als dunkle, hellumsäumte Scheibe, bei durchleuchteten geschlossenen Lidern als blaugrüner Fleck auf gelbrotem Grunde präsentiert, und zwar in streng gegenseitiger Lokalisation. Dabei kann, zumal bei kurzen, raschen Stößen, aber auch bei dauerndem Ausüben von Druck, noch deutlicher bei plötzlichem Freigeben auch der blinde Fleck — neben Stücken der Gefäßfigur — für kurze Zeit als dunkle Scheibe mit hellem Hof hervortreten³. Auch Reizung der Netzhaut

¹ Vgl. dessen weitere Fassung als bei JOH. MÜLLER (Zur vergl. Physiologie des Gesichtsinnes. Coblenz 1826) seitens E. HERING (Lotos, N. F. **1**, 34 [1880]; **5**, 113 [1884] — Zur Theorie der Nerventätigkeit. Leipzig 1899) und den Einspruch A. TSCHERMAKS (H.-D.-A. spez. S. 784 [1902]) gegenüber W. A. NAGELS (Sitzgsber. d. 30. Vers. d. dtsh. ophthalm. Ges. Heidelberg 1901 — Handb. d. Physiol. **3** 1, spez. 15 [1905]) Gleichsetzung mit Einsilbigkeit. Siehe auch R. WEINMANN: Die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien. Leipzig 1895. — ÖHRWALL, H.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **2**, 1 (1901). Über das Problem der Entstehung der spezifischen Energie gemäß der WUNDTschen Anpassungstheorie im Gegensatz zur JOH. MÜLLERSchen Konstanztheorie vgl. M. ETTLINGER: Hertling-Festschrift, S. 109. Freiburg i. Br. 1913; dazu auch J. v. UEXKÜL: Erg. Physiol. **1** **11**, 212 (1902). — ASHER. L.: Z. Sinnesphysiol. **41**, 157 (1906). — MINKOWSKI, E.: Ebenda **45**, 129 (1911). — BRÜHL. N. P.: Die spez. Sinnesenergien nach Joh. Müller im Lichte der Tatsachen. Fulda 1915.

² Vgl. speziell unter den älteren Beobachtern H. AUBERT (1865. S. 337; 1876. S. 566 ff.), unter den neueren R. STIGLER (Pflügers Arch. **115**, 248 [1906]), welcher dabei Helligkeit als Ausdruck von Netzhautkompression bzw. Druckerhöhung, Dunkelheit als Ausdruck von Zerrung bzw. Druckminderung betrachtet und die Umkehr der Erscheinungsweise bei Aufhebung des Druckes betont, während G. SCHWARZ (Z. allg. Physiol. **3**, 89 [1903]) in der Helligkeit Ausdruck von Erregung, in der Dunkelheit Ausdruck von Lähmung sieht. Gegen Zustandekommen durch direkte mechanische Reizung hat sich F. KLEIN ausgesprochen (Arch. f. Physiol. **1909**, 440 u. Suppl. 161), ebenso V. EBBECKE, und zwar unter Deutung als Effekt von lokaler Blutverdrängung (Pflügers Arch. **186**, 200, 220 [1921]). Über ein sog. Neuroaktionsphosphän als entoptische Wahrnehmung der Sehtätigkeit siehe H. GERTZ (Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **21**, 315 [1919]). Über die Lokalisation des Druckphosphäns bei Blindgeborenen vgl. das Kap. Raumsinn.

³ Nach den Beobachtungen von PURKINJE, AUBERT, FINKELSTEIN, BRÜCKNER (Klin. Mbl. Augenheilk., N. F. **14**, 259 [1912] — Z. Sinnesphysiol. **47**, 46 [1916]) — zit. bei A. TSCHERMAK: Erg. Physiol. **24**, 330, spez. 342 (1925).

durch Zug am Sehnerven¹, wie er bei brusken Augenbewegungen erfolgt, kann in ebensolcher Form die Stelle des Opticusaustrittes merklich machen. Bei angestrengtem Nahesehen ist eine helle Umsäumung des Sehfeldes zu beobachten, welche auf Zugreizung der Ora serrata seitens des Ciliarmuskels bezogen wird (*Akkommodationsphosphen* nach PURKINJE, J. CZERMAK²). Die Schwelle für mechanische Reizbarkeit wird durch Dunkeladaptation nicht merklich verändert, nur ist das Phosphen ausgedehnter und eindringlicher³.

Ebenso ist die Netzhaut (fraglich ob die Stäbchen-Zapfenschicht [G. E. MÜLLER], wegen die Messungen der Kennzeit sprechen [BEST]) für *elektrische Reize* bzw. Potentialschwankungen verschiedener Provenienz empfänglich, wobei — in Abhängigkeit vom Adaptationszustande des Auges — geringe Reizstärken nur farblose, höhere farbige Effekte hervorrufen. Galvanische Ströme⁴ lassen bei im Sehnerven absteigender Richtung, also zentraler Lage der hemmenden Anode und peripherer Lage der reizwirksamen Kathode, Verdunkelung des Eigengraus eintreten, ein sehr bemerkenswertes Verhalten. Dabei kann der blinde Fleck als helle Scheibe merklich werden. Überdies ist der Grund gelb (rotgelb bis grüngelb), die Scheibe bläulich (bis violett) getönt. Fließt der konstante Strom im Sehnerven aufsteigend, liegt also die Anode retinal und die Kathode zentral, so gilt das Umgekehrte: anschließend an einen „Schließungsblitz“ Erhellung und Blau- (bis Violett-) Tönung des Grundes, Erscheinen des blinden Fleckes als dunkle Scheibe. Beim Öffnen nach längerer Dauer in zu reichender Stärke sind gegensinnige Effekte zu erhalten (nach ↓: Erhellung, Blau- und Violett-Tönung mit dunkler, gelblicher Scheibe; nach ↑: Verdunkelung, Gelb- [Rotgelb- bis Grüngelb-] Tönung mit heller Scheibe). Die Schwellenempfindlichkeit für galvanische Ströme wächst bei Dunkeladaptation im Netzhautzentrum (und am Saum um den blinden Fleck) um das Doppelte, nicht aber in der Peripherie⁵. Eine Änderung der Lichtreizschwelle während der galvanischen Durchströmung ist nicht feststellbar (NAGEL⁶). Längere Einwirkung intermittierender galvanischer Ströme läßt die Reizschwelle für den konstanten Strom von 0,2 mA auf 0,6 mA ansteigen⁷. — Bei Reizung mit Kondensatorentladungen oder Induktionsströmen sind Lichtblitze zu beobachten; hingegen ist eine Wirkung elektrischer Wellen (mit einer Wellenlänge bis zu 2 mm herunter), ein elektrokinetischer Reizeffekt am Auge nicht bekannt, was aber vielleicht nur an der Verwendung ungenügender Intensitäten gelegen hat

¹ Mechanische Reizung der Sehnervenfasern selbst löst anscheinend nur Schmerz, nicht Lichtempfindung aus (FEILCHENFELD, H.: Arch. Augenheilk. **47**, 45 [1910]. — HESS, C.: Ebenda **47**, 53 [1910]. — CALDERARO, S.: Clin. oculist. **1909**, 3597 — Arch. Farmacol. e Sc. aff. **10**, 1911. — EMERSON: Ophthalmology **7**, 583 [1911]).

² CZERMAK, JOH.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **17**, 78 (1857) — Graefes Arch. **71**, 147 (1860).

³ NAGEL, W. A.: Z. Psychol. **34**, 285 (1904).

⁴ Vgl. die tabellarische und Literaturübersicht (darunter speziell L. O. FINKELSTEIN: Arch. f. Psychol. **26**, 867 [1894]. — MÜLLER, G. E.: Z. Psychol. **14**, 328 [1895]) bei A. TSCHERMAK: Erg. Physiol. **24**, 330, spez. 343 (1925).

⁵ MÜLLER, G. E.: Zitiert Anm. 9 — BRÜCKNER, A. u. R. KIRSCH: Z. Sinnesphysiol. **47**, 46 (1912). — LAZAREFF, P.: Pflügers Arch. **200**, 311 (1923). — VERRIJP, C. D. (für Schwellenerniedrigung in der Peripherie bei Dunkeladaptation): C. r. Soc. Biol. **93**, 55 (1925). — Betr. Schwellengröße galvanischer Reize vgl. auch A. HOCHÉ (mit der Angabe von 0,02 bis 0,2 mA als Schwelle): Arch. f. Psychiatr. **24**, 642 (1892). — VELHAGEN, C.: Arch. Augenheilk. **27**, 62 (1893).

⁶ NAGEL, W. A.: Zusatz zu Helmholtz' Physiol. Optik, 3. Aufl. **2**, 274 (1911).

⁷ TATERKA, H.: Z. Neur. **66**, 258 (1921). Bei Verwendung sinusoidaler Ströme sind regelmäßige Schwankungen der Reizbarkeit festzustellen, welche P. LAZAREFF (J. Psychol. u. Neur. **35**, 174 [1927]) auf die nervösen Zentralorgane bezieht.

(DORN¹, DANILEWSKY). Ob Intensitätsschwankungen eines starken Magnetfeldes direkt die Netzhaut zu erregen vermögen, bleibe dahingestellt; es könnte sich bei der Beobachtung von Flimmern im indirekten Sehen, und zwar in Form konzentrisch laufender Lichtwellen, wie dies im Felde eines in langsamem Rhythmus (20—25 Perioden pro 1 Sekunde) erregten Magneten auftritt², um Reizung des Auges durch induzierte elektrische Wirbelströme handeln³. Hingegen ist an einer Sichtbarkeit der Röntgenstrahlen mit einer Wellenlänge⁴ von 0,0172 bis 1,33 μ oder von 0,172 bis 13,3 Å, und zwar $\text{Å} = 10^{-8} \text{ cm} = 0,1 \mu$ (technisch verwendet 0,018—0,1 μ oder 0,18—1,0 Å) für das dunkeladaptierte Auge nicht zu zweifeln⁵, obwohl diese den Sehpurpur nicht bleichen, auch auf dessen Produktion ohne Einfluß sind⁶, während sie die retinalen Nervenzellen nachweisbar verändern⁷. Es handelt sich allem Anschein nach um eine direkte Reizwirkung auf die Stäbchen-Zapfenschicht, nicht um eine bloß indirekte durch Erregung von Fluoreszenz der dioptrischen Medien oder der Netzhaut⁸, wofür die Produktion ganz umschriebener Reizeffekte, sowie die deutlich größere Empfänglichkeit im indirekten Sehen des dunkeladaptierten Auges spricht (DORN, HIMSTEDT und NAGEL, CRZELITZER). Analoges dürfte bezüglich der Sichtbarkeit von *Radiumstrahlen*⁹ gelten, soweit die den Röntgenstrahlen nahestehenden

¹ Vgl. die negativen Ergebnisse von E. DORN: Arch. f. Physiol. **1897**, 544 — Wied. Ann. **64**, 620 (1898).

² In Bestätigung der Beobachtung des Ingenieurs E. K. MÜLLER: B. BEHR: Wien. klin. Wschr. **1902**, Nr 4. — OTTOLENGHI, S.: Arch. di Psichiatri. **14**, 139 (1903). — DANILEWSKY: Arch. f. Physiol. **1905**, 513. — DUNLAP, K.: Science (N. Y.), N. s. **33**, 68 (1911). — MAGNUSSEN, G. E. u. H. G. STEVENS: Amer. J. Physiol. **29**, 124 (1911).

³ FLEISCHMANN, L.: Naturwiss. **10**, 434 (1922).

⁴ Vgl. C. OPPENHEIMER u. L. PINCUSSEN: Tab. Biol. **2**, 203 (1925).

⁵ Für den Menschen zuerst erwiesen von E. DORN, mit O. BRANDES (Arch. f. Physiol. **1897**, 544 — Wied. Ann. **60**, 478 [1897]; **64**, 620 [1897]) gegenüber W. K. RÖNTGENS ursprünglicher Angabe (Eine neue Art von Strahlen. Würzburg 1896; richtiggestellt Ber. Berl. Akad. **1897**, 576) sowie gegenüber W. COWL u. M. LEVY-DORN (Arch. f. Physiol. **1897**, 548) u. a.; bestätigt durch G. BARDET (C. r. Acad. Sci. **124**, 1388 [1897]), F. HIMSTEDT u. W. A. NAGEL (Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **11**, 139 [1901] — Zbl. Physiol. **15**, 23 [1901] — Ann. Physik **4** [4. F.], 537 [1901] — Festschr. d. Univ. Freiburg **1901**, 259), CRZELITZER (Arch. f. Physiol. **1902**, 156), AMMON (Korresp.bl. Schweiz. Ärzte **1906**, Nr 15), BOSSALINO (Ann. di Ottalm. **35**, 254 [1906]; **36**, 364 [1907]); auch festgestellt für Totalfarbenblinde (DORN, E.: Wied. Ann. **66**, 1171 [1898]) sowie für gewisse Blinde (FOVEAU de COURMELLES: C. r. Acad. Sci. **126**, 919 [1898]). Sichtbarkeit für das Insektenauge hatte bereits D. AXENFELD (Zbl. Physiol. **10**, 147, 436 [1896]) erschlossen; Auslösung photoelektrischer Schwankungen am Frosch- und Eulenaugen erwiesen F. HIMSTEDT u. W. A. NAGEL (oben zitiert); betr. Sichtbarkeit für Tiere: A. RADOS u. H. R. SCHINZ (Graefes Arch. **110**, 354 [1922]).

⁶ FUCHS, S. u. A. KREIDL: Zbl. Physiol. **10**, 249 (1896). — GATTI, A.: Ebenda **11**, 461 (1897) — Arch. ital. de Biol. **28**, 47 (1897).

⁷ BIRCH-HIRSCHFELD, A.: Graefes Arch. **58**, 469; **59**, 229 (1904).

⁸ Keine Fluoreszenzerregung durch Röntgenstrahlen hatten H. CHALUPECKY (Zbl. prakt. Augenheilk. **21**, 234, 267 [1897]) und E. DORN (Wied. Ann. **66**, 1171 [1897]) beobachtet, während F. HIMSTEDT u. W. A. NAGEL (zitiert oben Anm. 5) zwar keinerlei solche an den brechenden Medien, aber eine solche, wenn auch überaus schwache, an der Netzhaut feststellten.

⁹ Zuerst bemerkt von GIESEL (Naturforsch.-Vers. München 1899), bestätigt von F. HIMSTEDT u. W. A. NAGEL (auch an Tieraugen — zitiert oben Anm. 5), E. S. LONDON (Überwiegen exzentrischer Sichtbarkeit bei Dunkeladaptation — Graefes Arch. **57**, 322 [1903]), R. GREEFF (Dtsch. med. Wschr. **30**, 452 [1903]), W. B. HARDY u. H. K. ANDERSON (Proc. roy. Soc. Lond. **72**, 393, 484 [1904]), GJERTS (Upsala Läk. för. Forh. **1905**, 15). Fluoreszenzerregung der brechenden Medien durch Becquerelstrahlen haben HIMSTEDT und NAGEL beobachtet, ebenso HARDY und ANDERSON, welche die β -Strahlung als vielleicht direkt, die γ -Strahlung als nur indirekt wirksam betrachten. Über anatomische Veränderungen im Auge durch Radiumstrahlen vgl. A. BIRCH-HIRSCHFELD (Graefes Arch. **59**, 229 [1904] — Erg. Path. **14** [Erg.-Bd.], 483 [1910]; **16** [Erg.-Bd.], 603 [1914]), W. SELENKOWSKY (Arch. Augenheilk. **60**, 63 [1908]), H. CHALUPECKY (Arch. physik. Med. **7**, 185 [1913]), P. FLEMING (Graefes Arch. **84**, 345 [1913]), G. ABELSDORF (Wirkung von Thorium X — Klin. Mbl. Augenheilk. **93**, 321 [1914]).

γ -Strahlen in Betracht kommen. Der relativ diffuse optische Reizeffekt der β -Strahlung mag hingegen auf bloßer Fluoreszenzerregung beruhen.

Als homologe oder adäquate Reize wirken auf den Menschen nur *Lichtstrahlungen* von der Wellenlänge 800, praktisch¹ 700–400 $\mu\mu$ (835–390 bzw. 318 nach HELMHOLTZ, 850 nach ROWLAND, 834 nach GÖTHLIN²). Hingegen bleiben Lichter von größerer Wellenlänge, wie sie als „infrarote“ *Strahlungen*³ im Sonnenspektrum der Erdoberfläche (vgl. Abb. 124) noch über 100000 $\mu\mu$ hinaus (mittels Steinsalzoptik bzw. als sog. Reststrahlen durch Reflexion an Metallspiegeln isoliert) nachgewiesen sind, ohne Effekt; allerdings werden dieselben bereits stark, aber keineswegs vollständig in den Augenmedien absorbiert⁴. *Ultraviolette Strahlungen*, wie sie bis zu 20 $\mu\mu$, im Sonnenspektrum an der Erdoberfläche⁵ bis etwa 291 $\mu\mu$ herunter bekannt sind, wirken wohl nur indirekt durch Fluoreszenzerregung bzw. Transformierung in solche höherer Wellenlänge seitens der

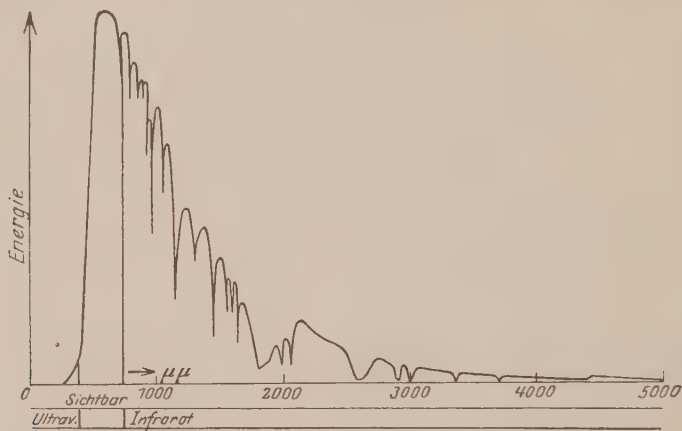


Abb. 124. Energieverteilung im Normal- oder Diffractionsspektrum des Sonnenlichtes (an der Erdoberfläche unter bestimmten Beobachtungsbedingungen). 5000–800 $\mu\mu$: infraroter Teil; 800–400 $\mu\mu$: sichtbarer Teil; unterhalb 400 $\mu\mu$: ultravioletter Teil. Nach P. LANGLEY.

optischen Medien und der Netzhaut⁶. Die Absorption solcher Lichter seitens der optischen Medien ist im gewöhnlichen Ultraviolett (400–300) bzw. bis 324 $\mu\mu$

¹ Will man die Grenzen durch FRAUNHOFERSche Linien bezeichnen, so empfiehlt sich die Verwendung der Kaliumlinie 769,9 und der Linie H₂ 393 $\mu\mu$ (HERING: G.-Z. S. 275).

² HELMHOLTZ, H. v.: *Physiol. Optik*, 1. Aufl. 231, 235; 3. Aufl. 2, 58, 63. — ROWLAND, H. A.: *Mem. Amer. Acad. of Sci., N. S.*, 12, 103 (1893). — GÖTHLIN, G. F. (Sv. Vetensk. Acad. Handl. 58, 1 [1917]) bezeichnet bei Feldgröße 3° noch L₈₃₁, bei 45' noch L₈₂₂ als sichtbar. — Vgl. auch die Ergebnisse von F. HERTEL (Verh. dtsch. ophthalm. Ges. Heidelberg 1911 — Arch. Augenheilk. 79, 118 [1911]), der an isolierten Frosch- und Fischnetzhäuten Zapfenkontraktion auf Lichter von 830–226 $\mu\mu$, nach Zwischenschaltung der dioptrischen Medien bis 396 (direkt), bis 330 $\mu\mu$ (indirekt durch Fluoreszenzerregung) fand.

³ Vgl. die Übersichtliche Darstellung von G. LASKI, *Ergeb. d. exakt. Naturwiss.* 3, 86 (1924).

⁴ ASCHKINASS, E.: *Z. Psychol.* 11, 44 (1893). — Wied. Ann., N. F. 55, 401 (1895). — HATRIDGE, H. u. A. V. HILL: *Proc. roy. Soc. Lond. B* 89, 58 (1915).

⁵ Über die starke Abhängigkeit der ultravioletten Strahlungen von den mit der Jahres- und Tageszeit wechselnden Zuständen der Atmosphäre vgl. L. PINCUSSEN: *Erg. Physiol.* 19, 145 (1921).

⁶ Eine Fluoreszenz des Glaskörpers im ultravioletten Licht wird allerdings von R. DUBOIS (C. r. Soc. Biol. 53, 180 [1901]) in Abrede gestellt. — Die Blendung durch Sonnenlicht beruht nicht auf dessen Gehalt an ultravioletten Strahlungen, sondern ist eine Wirkung der sichtbaren (BIRCH-HIRSCHFELD, A.: *Graefes Arch.* 58, 469 [1904] — *Z. Augenheilk.* 21, 385 [1909] — [mit N. INOUE] *Pflügers Arch.* 136, 595 [1911], — BEST, F.: *Klin. Mbl. Augenheilk.* 47, 520 [1901]. — VOGT, A.: *Arch. Augenheilk.* 64, 344 [1909]. — WIDLER, V. [Blendungs-erythropse ohne Ultraviolett]: *Z. Augenheilk.* 27, 299, 488, 524 [1912] — gegenüber F. SCHANZ: *Klin. Mbl. Augenheilk.*, N. F. 8, 442 [1909]).

herunter gering, im extremen Ultraviolett ($< 300 \mu\mu$) hingegen stark¹. Als bei genügender Stärke indirekt sichtbare Grenzlichter werden 365 (SAIDMANN und DUFESTEL), 318 (HELMHOLTZ), 317 (GRAHAM), 257 (NAGEL), 210 (MASCART) angegeben. Dementsprechend schließt sich in einem ultraviolette Strahlungen enthaltenden Spektrum (mittels Quarzoptik erzeugt, da gewöhnliches Glas² nur Strahlungen bis etwa $313 \mu\mu$ durchläßt) an das Violett eine lavendelgraue Zone³, entsprechend welcher Lichter unter 400 auf Grund entoptischer Umwandlung in solche von über $400 \mu\mu$ Wellenlänge, doch geringer Intensität sichtbar erscheinen. Der Wellenlängenbereich $800-400 \mu\mu$ bezeichnet die sog. *Sinnesbreite* des normalen menschlichen Auges⁴, während jene der sog. Rotblinden (Daltonisten, Protanopen) und des typischen Totalfarbenblinden — wenigstens bei mäßiger Intensität — am langwelligen Ende eingeschränkt ist⁵. Auch für gewisse Tieraugen ist die Lage und Begrenzung der Sinnesbreite eine andere — man vergleiche einerseits die Unerregbarkeit der Augen der Wirbellosen für Strahlungen oberhalb $665 \mu\mu$ (HESS⁶), speziell die ausgesprochene Rotlichtblindheit der Stubenfliege⁷, aber auch der Fische, andererseits die allerdings wohl auf Fluoreszenz des dioptrischen Apparates beruhende Ultravioletttempfindlichkeit bestimmter Arthropoden, speziell Krebse (speziell Daphnien) und Insekten (Ameisen, Bienen, Wespen⁸). Blindheit für bestimmte sog. farbige Lichtarten ist sehr wohl zu unterscheiden von Farbenblindheit, d. h. Unempfindlichkeit für die Farbigkeit, d. h. die farbigen Valenzen (vgl. S. 340) bestimmter Lichtarten!

¹ SORET, H.: Arch. sci. Phys. et Nat. Genève **10** (1883) — C. r. Acad. Sci. **88**, 1013 (1879); **97**, 314, 572, 642 (1883). — CHARDONNET: C. r. Acad. Sci. **96**, 509, 1896. — SCHANZ, F. (für fast vollständige Absorption bereits der Lichter von $400-300 \mu\mu$ in der Linse): Graefes Arch. **69** (3), 452 (1908); **71**, 175 (1909); **73**, 183 (1909); **86**, 568 (1913) — Z. Augenheilk. **23**, 397 (1910); **98**, 313 (1922) — mit der Angabe von Weiterreichen des sichtbaren Spektrums ins Ultraviolett nach Linsenextraktion — Pflügers Arch. **161**, 384 (1915). — HATTAYER, O. (jugendliche Linsen mit konstanter Durchlässigkeitsbande bei 330 bis $310 \mu\mu$): Klin. Mbl. Augenheilk. **97**, 721 (1909). — BIRCH-HIRSCHFELD, A. (mit starker Variation): Z. Augenheilk. **21**, 385 (1909) — (Literaturübersichten) Erg. allg. Path. **14** (Erg.-Bd.), 483, spez. 494ff (1910); **16** (Erg.-Bd.), 603 (1914). — VOGT, A.: Graefes Arch. **83**, 99 (1912). — MARTIN, E. K.: Nature **89**, Nr 2212 (1912). — TAKAMINE, T. u. S. TAKEI: Pflügers Arch. **149**, 379 (1913). — LINDAHL, C.: Arch. Augenheilk. **75**, 263 (1914). — SHOJI, Y.: Mitt. med. Fak. Tokio **29**, 61 (1922) — Ann. d'oculist. **160**, 356 (1923). — GRAHAM, W. S.: Amer. J. Physiol. Opt. **1923**, 152. — RUSS, S. u. A. LAWSON (mit Angabe von Sichtbarkeit ultravioletter Strahlungen für das dunkeladaptierte Auge): Proc. roy. Soc. Med. **18**, Nr 8, 37 (1925). — Vgl. Übersicht bei C. OPPENHEIMER u. L. PINCUSSEN: Tab. biol. **1**, 241 (1925).

² Hingegen absorbiert Schwerstflintglas den größten Teil des Ultravioletts (HESS).

³ HELMHOLTZ, H. v. (unter Annahme einer direkten Reizwirkung des ultravioletten Lichtes neben der indirekten durch Fluoreszenz): Pogg. Ann. **94**, 205 (1855) — Physiol. Optik, 1. Aufl. 228, 234; 3. Aufl. **2**, 55, 61. — MASCART: C. r. Acad. Sci. **68**, 402 (1869); **96**, 571 (1883). — GLANCY, A. E.: Amer. J. physiol. Opt. **1923**, 145. — SAIDMAN, J. u. L. G. DUFESTEL: C. r. Acad. Sci. **182**, 1173 (1927).

⁴ Vgl. dazu S. P. THOMPSON: Radiations visibles et invisibles. Paris 1914.

⁵ Für die Fovea centralis ($55-70'$) war seinerzeit unzutreffenderweise Blindheit für blaues Licht angegeben worden (A. KÖNIG, Sitzgsber. Berl. Akad. Wiss. 21. VI. 1894 — Pflügers Arch. **60**, 230 [1895]). Kritik E. HERINGS in Pflügers Arch. **59**, 403 (1894); **61**, 601 (1895).

⁶ HESS, C.: Arch. Augenheilk. **69**, Erg.-H. (1909) — Pflügers Arch. **142**, 421 (1911).

⁷ WASMANN, E.: Biol. Zbl. **38**, 130 (1919).

⁸ Vgl. — im Anschluß an LUBBOCK und FOREL — speziell C. HESS (Pflügers Arch. **137**, 339 [1911]; **174**, 245 [1919]; **177**, 57 [1919]; **185**, 147 [1920] — Naturwiss. **8**, 197 [1920] — betr. Daphnien vgl. M. A. VAN HERWERDEN: Biol. Zbl. **34**, 213 [1911]), welcher die Bienen überdies als totalfarbenblind betrachtet, und K. v. FRISCH (Zool. Jb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. **35**, 1 [1919] — Naturwiss. **1923**, 470 — Sinnesphysiologie und Sprache der Bienen. Berlin 1924, spez. S. 8ff.), welcher sie als rotgrünblind bzw. für rotes Licht unempfindlich ansieht. Vgl. dazu auch A. KÜHN: Naturwiss. **1921**, H. 37; **1924**, H. 3 — Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. 23. XI. 1923.

Die zur Reizung des Auges erforderliche Lichtenergie, die sog. *Energieschwelle*, ist sehr gering¹. Unter günstigen Bedingungen (absolute Dunkeladaptation, Feldgröße 2', Expositionszeit 125 σ — unter welcher Dauer die Reizschwelle nicht mehr weiter abnimmt, Strahlung von maximalem Reizwert — nämlich L_{507}) wurden für das indirekte, parazentrale Sehen Werte von 1,3 bis $2,6 \cdot 10^{-10}$ Erg [= Hebearbeit von 1 mg auf 1 cm Höhe] pro 1 Sekunde ermittelt, bei Dauerexposition $5,6 \cdot 10^{-10}$ Erg/Sekunde, also etwa 2,5mal mehr [EYSTER mit v. KRIES²]. Bei weniger vorgeschrittener Dunkeladaptation ergab sich auf einem Feld von 1—2' für L_{589} bei kürzester Darbietung der Wert $31,6 \cdot 10^{-10}$ Erg/Sekunde, bei dauernder das 16—20fache, ferner ein erheblich weniger steiles Ansteigen der Reizwerte für die Fovea nach dem langwelligen als nach dem kurzwelligen Ende (BOSWELL³).

An Daten anderer Autoren⁴ seien angeführt:

	$7,7 \cdot 10^{-10}$ Erg/Sek. (RUSSELL)
	$19,5 \cdot 10^{-10}$ Erg/Sek. (REEVES)
	$12,5 \cdot 10^{-10}$ Erg/Sek. (BOUISSON)
	$4,4 \cdot 10^{-11}$ Erg/Sek. (GRIJNS und NOYONS, bei optimaler Reizdauer von 2—4 σ)
für L_{750}	$1,28 \cdot 10^{-5}$ Erg/Halbsek. (LANGLEY)
für L_{650}	$6,25 \cdot 10^{-7}$ Erg/Halbsek. (LANGLEY)
für L_{750}	$2614,5 \cdot 10^{-5}$ Erg/Sek. (GÖTHLIN ⁵ , für die dunkeladaptierte Fovea)
für L_{720}	$2,5 \cdot 10^{-5}$ Erg/Sek. } (DU NOUYS)
für L_{500}	$3 \cdot 10^{-9}$ „ }
für L_{400}	$3,85 \cdot 10^{-7}$ „ }
für weißes Licht	$1,3 \cdot 10^{-11}$ Erg/Sek. (WEISS und LAQUEUR)
für weißes Licht	$3,8 \cdot 10^{-11}$ „ (DU NOUYS)
für L_{553} bis 511	$0,64 \cdot 10^{-16}$ Watt (MONROE ⁶).

Bei vollendeter Dunkeladaptation folgt die maculare Energieschwelle der Empfindung Rot für L_{820} bis 620 der Formel $E = e^{(A\lambda - B)}$, worin A und B individuell

¹ Vgl. u. a. O. WIENER: Die Erweiterung unserer Sinne. Leipzig 1909.

² KRIES, J. v. (Beobachtungen von EYSTER): Z. Sinnesphysiol. **41**, 373 (1907) — Ges. Abh. z. Physiol. d. G. E. **3**, 105 (1908). — Vgl. dazu M. WIENS (Inaug.-Dissert. Berlin 1888 — Pflügers Arch. **97**, 1 [1903]) Angabe der Strahlungsenergie der lichtschwächsten, noch sichtbaren Sterne auf etwa $4 \cdot 10^{-8}$ Erg/Sek.

³ RUSSELL: Astrophys. J. **45**, 60 (1917). — REEVES (auch betr. Flächengröße und Reizdauer): Ebenda **46**, 167 (1917) — vgl. auch J. Opt. Soc. Amer. **1**, 148 (1917). — BOUISSON: Ebenda **46**, 296 (1917). — BOSWELL, F. P.: Z. Sinnesphysiol. **42**, 299 (1908). — BORCHARD, H.: Ebenda **48**, 176 (1914). — NOUY, P. L.: J. gen. Physiol. **3**, 743 (1921). — PIÉRON, H.: C. r. Acad. Sci. **170**, 525, 1203 (1920); **178**, 966 (1924); **180**, 462 (1925). — MONROE, M. M.: Psychologie Monogr. **34**, 1 (1925). — Vgl. dazu die Folgerung von BAYLISS (Ill. Engineer **11**, 104 [1918]), daß die Größe des Schwellenreizes etwa einer Einheit an Strahlungsquantum im Sinne PLANCKS entspreche.

⁴ LANGLEY, S. P.: Amer. J. of Sci. (3) **36**, 375 (1888). — GRIJNS u. NOYONS: Nederl. Tijdschr. Geneesk. **2**, 1528 (1904) — Arch. f. Physiol. **1905**, 25. — WEISS, C. u. E. LAQUEUR: Hermann-Festschrift. Königsberg 1908, S. 189. — LECOMTE DU NOUY, P.: J. gen. Physiol. **3**, 743 (1921). — Vgl. auch A. PFLÜGER: Ann. Physik (4) **9**, 185 (1902). — HERTEL, E. (mit dem Befunde, daß die Reizschwelle für langwellige Strahlungen im dunkeladaptierten Auge einer Temperaturerhöhung von $5 \cdot 10^{-10}^\circ \text{C}$, jene für kurzwellige einer solchen von $5 \cdot 10^{-13}^\circ \text{C}$ entspricht): Verh. dtsh. ophthalm. Ges. Heidelberg **1907**, 49. — FERREE, C. E. u. G. RAND: Z. Sinnesphysiol. **46**, 225 (1912). — Betr. umgekehrter Abhängigkeit von Reizdauer und Flächengröße für foveales und indirektes Sehen vgl. auch H. PIÉRON: C. r. Acad. Sci. **170**, 525, 1203 (1920); **178**, 966 (1924) — C. r. Soc. Biol. **83**, 753, 1072 (1920).

⁵ GÖTHLIN, G. F.: Sv. Vetensk. Akad. Handl. **58**, 1 (1917).

⁶ MONROE, M. M. (mit dem Befunde von zwei Typen, nämlich mit Empfindlichkeitsmaximum bei 553 und bei 522): Psychologie Monogr. **34**, 1 (1925).

wenig differierende Konstanten darstellen¹). In Millionstel Luxeinheiten wurde die absolute Schwelle bei vorgeschrittener Dunkeladaptation auf relativ großem Felde (4°) für Licht 535 $\mu\mu$ mit 8 (senkrecht auf weiße Sehprobentafel — KÖNIG) bzw. mit 3—6 μ Lux² senkrecht auf Magnesiumoxyd bestimmt (KOHLRAUSCH³). Durch Helladaptation an ca. 50 Lux steigt die Energieschwelle bei fovealem Gesichtsfeld (45') auf das 9—50fache, durch Helladaptation an Himmelslicht während 3 Minuten sogar auf das 150—500fache, und zwar in den peripheren Teilen der Macula¹. — Für das helladaptierte Auge wird eine Abnahme der Schwellenerregbarkeit — ebenso wie sicher der Unterschiedsempfindlichkeit⁴ — vom Netzhautzentrum nach der Peripherie hin angegeben⁵, und zwar speziell für farbige Lichter⁶; doch ist zu berücksichtigen, daß infolge zunehmend schiefer Incidenz immer weniger Licht durch die Pupille gelangt⁷. Auch scheinen diesfalls regionale Differenzen zwischen den verschiedenen Netzhautmeridianen zu bestehen, und zwar in dem Sinne, daß die obere bzw. mediale Netzhauthälfte unterschiedsempfindlicher sei als die untere bzw. laterale (ersteres nach E. v. FLEISCHL, für die Fovea bestätigt von STIGLER, welcher für sich zugleich Überlegenheit der beiden linken Netzhauthälften angibt; letzteres nach CHARPENTIER⁸). Für das dunkeladaptierte Auge ergeben sich — bei Prüfung mit Lichtern von nicht zu großer Wellenlänge — sehr große lokale Unterschiede an Reizschwelle und an Helligkeit schwelennaher Eindrücke, indem — wenigstens in der Regel⁹ — die Fovea ihre Vorzugsstellung verliert und ein Zonengürtel von 3—4° (CHARPENTIER) bzw. 10—15° Exzentrizität (v. KRIES) Träger maximaler Empfindlichkeit bzw. Schwellenerregbarkeit wird, von dem aus die Reizbarkeit nach dem Zentrum hin steil, jedoch stetig ohne Sprung, und zwar noch innerhalb der Fovea, nach dem Netzhautrande hin langsam abfällt¹⁰ (Reizschwelle Zen-

¹ GÖTHLIN, G. F.: Sv. Vet. Akad. Hdl. **58**, 1 (1917).

² Bezüglich der Maßeinheiten genüge es hier, daran zu erinnern, daß auf Hefner-Normalkerzen bezogen folgende Gleichungen gelten:

1 Hefnerkerze pro qcm = 1 HK/qcm oder 1 NK/qcm.

1 Standardkerze pro qcm = 1 K/qcm = 1,11 HK/qcm.

1 Lambert = 0,353 HK/qcm.

1 Lux = Beleuchtung einer von 1 Meterkerze, d. h. 1 HK in 1 m Abstand bestrahlten Fläche.

1 HLux $\perp$ MgO = 0,00003021 HK/qcm = 0,95 Hefner-Lux-Erhellung (Magnesiumoxydpapier mit Reflexionsvermögen, sog. Albedo = 0,95).

1 HLux $\perp$ Mattpapier = 0,000024 HK/qcm = 0,75 Hefner-Lux-Erhellung mit Albedo = 0,75.

Nach C. OPPENHEIMER u. L. PINCUSSEN: Tab. biol. **1**, 399 (1925); **4**, 519 (1927).

³ KÖNIG, A.: Ges. Abh. S. 189, 193. — KOHLRAUSCH, A. (und Mitarbeiter): Tab. biol. **4**, 532 (1927).

⁴ Vgl. Literatur bei A. TSCHERMAK: H.-D.-A., spez. S. 716 (1902).

⁵ Für die Unterschiedsempfindlichkeit zuerst vertreten, und zwar unter sprunghafter, nicht kontinuierlicher Abstufung, von A. CHARPENTIER (C. r. Soc. Biol. (8) **5**, 469, [1888]).

⁶ VAUGHAN, C. L. u. A. BOLTUNOW (unter W. A. NAGEL): Z. Sinnesphysiol. **42**, 1 (1908).

⁷ AUBERT, H.: S. 89ff. (1865); S. 485 (1876). — Vgl. auch G. LO CASCIO: Ann. d'ottalm. **52**, 386 (1924).

⁸ FLEISCHL, E. v.: Med. Jb., N. F. **1886**. — CHARPENTIER, A.: C. r. Soc. Biol. (8) **5**, 409 (1888). — STIGLER, R.: Z. Sinnesphysiol. **44**, 116, spez. 152 (1910).

⁹ ABNEY, W. DE W. u. W. WATSON (Unterscheidung von 2 Typen): Philosophic. Trans. roy. Soc. A **126**, 91 (1916).

¹⁰ CHARPENTIER, A.: Arch. de Physiol. **1877**, 894, spez. 911; bestätigt von HILBERT (für Maximum bei 4° 36' bis 7° 33' bzw. 3° 46' bis 4° 20' je nach Auge und Netzhautmeridian). — SCHADOW, BUTZ (für Maximum bei 30° Exzentrizität). — GULLERY, H.: Pflügers Arch. **66**, 401 (1897); **70**, 450 (1898). — FICK, A. E. (für Maximum bei 7,5 bis 15°). — Zitate bei A. TSCHERMAK: H.-D.-A. spez. S. 711. — Betr. Ansteigen der Erregbarkeit schon inner-

trum: Peripherie — $\frac{1}{30}$ Lux: $\frac{1}{2200}$ Lux — nach PERTZ). Infolgedessen ergibt sich im dunkeladaptierten Auge unterhalb einer gewissen Beleuchtungsstärke (etwa $\frac{1}{30}$ Lux), welche tiefer Dämmerung (nicht einfach der Dämmerung überhaupt!) entspricht, ein relatives zentrales Skotom, dessen Ausdehnung sich abhängig erweist von der Stärke des Prüflichtes (vgl. unten S. 326, sowie das Kapitel über Dunkeladaptation).

Die Schwellenerregbarkeit innerhalb der Fovea zeigt eine charakteristische Verschiedenheit gegenüber den einzelnen Strahlungen des Spektrums; dieselbe geht weitgehend parallel der Verteilung der Helligkeit, wie sich nach der Methode des direkten Vergleiches oder der sog. Eindrucks-helligkeit ergibt¹ (vgl. S. 369, auch nach der Methode der Empfindlichkeit für Sättigungsdifferenzen — vgl. S. 350). Die Empfindlichkeitszunahme durch Dunkeladaptation betrifft in erster Linie die Schwellenerregbarkeit; für höhere Lichtintensitäten wird sie immer geringer, für blendende ist sie sehr gering (FEILCHENFELD²).

Bezüglich der minimalen wirksamen Dauer eines Lichtreizes, der sog. *Zeitschwelle*, und der Lichtintensität ergibt sich eine umgekehrte Proportionalität. Konstanz des Produktes von Reizdauer und Reizstärke (BLOCHSches Gesetz) besteht allerdings nur für sehr kleine Objekte und Reizdauern von 1,2–9,8 σ ; bei größeren Feldern gilt weder die Formel $J \cdot T = k$, noch $\sqrt{J} \cdot T = k'$ (CHARPENTIER) — es wächst vielmehr hier bei Abnahme der Lichtstärke die Minimaldauer anfangs sehr langsam, dann etwas rascher, endlich sehr rasch. Bei maximaler Helladaptation ist die Zeitschwelle am höchsten, und zwar zentral tiefer als peripher und zentral umgekehrt proportional der Quadratwurzel aus der Feldgröße, peripher nahezu unabhängig davon; bei Dunkeladaptation sinkt sie anfangs (1–10 Minuten) gleichmäßig, später nur langsam, und liegt im Zentrum höher als in der Peripherie, und ist peripher umgekehrt proportional der Feldgröße. Während beim Tagessehen die Zeitschwelle binokular und unokular gleich ist, liegt sie beim Dämmerungssehen binokular um 50 % tiefer als unokular (BRAUNSTEIN³). (Vgl. auch die Ausführungen über Farbenzeitschwelle S. 356, sowie über den zeitlichen Verlauf der Netzhauterregung S. 456.)

Als *energetische Ökonomie* oder „visueller Nutzeffekt“⁴ (physiologischer Proportionalitätsfaktor oder physiologisches Absorptionsvermögen nach LIEBENTHAL, „Lichtstrom“ im Gegensatz zum „Energiestrom“ nach BLONDEL) einer

halb des stäbchenfreien Bezirkes vgl. J. v. KRIES: Ber. naturforsch. Ges. Freiburg **9**, 7 (1894) — Z. Psychol. **15**, 327 (1897). — PERTZ, A.: Inaug.-Dissert. Freiburg 1896. — BREUER, M.: Ebenda **13**, 464 (1897). — HERING, E.: Pflügers Arch. **60**, 519, spez. 533 (1895). — KÖSTER, W.: Graefes Arch. **41** (4), 1, spez. 15 (1895). — Vgl. auch W. DE W. ABNEY u. W. WATSON (mit Angabe starker individueller Differenzen): Philosophic. Trans. roy. Soc. A **216**, 91 (1916). — A. KOHLRAUSCH: Pflügers Arch. **196**, 113 (1922).

¹ BOSWELL, F. P.: Z. Sinnesphysiol. **42**, 310 (1908). — ABELSDORFF, G., W. DIETER, A. KOHLRAUSCH (betr. Differenz der Schwellenwerte und der Flimmerwerte): Pflügers Arch. **196**, 118 (1922). — KOHLRAUSCH, A.: Ebenda **200**, 210 (1923).

² FEILCHENFELD, H.: Z. Sinnesphysiol. **49**, 51 (1910).

³ BRAUNSTEIN, E. P.: Z. Sinnesphysiol. **55**, 185 (1923). Siehe auch CH. RICHET u. BRIQUET: C. r. Acad. Sci. **88**, 39 (1880) — Arch. de Physiol. (2) **7**, 689. — BLOCH, A. M.: C. r. Soc. Biol. (8) **2**, 493 (1885) — Rev. scient. **39**, 585 (1887). — CHARPENTIER, A.: C. r. Soc. Biol. (8) **4**, 3, 42, 85, 191 (1887). — BROCA, A. u. D. E. SULZER: J. Physiol. et Path. gén. **4** (1903) — Ann. d'oculist. **131**, 107, 180, 279 (1904). — BLONDEL, A. u. J. REY: J. de Physiol. (5) **1**, 530. — PIÉRON, H. (Reizdauer): C. r. Acad. Sci. **170**, 525, 1203 (1922) — (betr. Flächengröße und Region) C. r. Soc. Biol. **83**, 753 (1922). — LEVI, M.: Arch. di Sci. biol. **7**, 352 (1925). — COBB, P. W.: J. of exper. Psychol. **9**, 95 (1926).

⁴ LIEBENTHAL, E.: Prakt. Photometrie S. 58, 68, 147. Braunschweig 1907. — STIGLER, R.: Z. Sinnesphysiol. **44**, 62, 116 (1910). — PAULI, R.: Naturwiss. **1**, H. 41 (1913). — PAULI, W. E. u. R.: Ann. Physik **41**, 812 (1913) — Physiol. Optik. Jena 1918, spez. S. 58ff. — CONRAD, F. R.: Ann. Physik **54**, 357 (1917).

Strahlungsquelle wird bezeichnet der Quotient aus sichtbarer Energie und Gesamtenergie

$$EO = \frac{\int_{400}^{800} \varepsilon_{\lambda} S_{\lambda} \cdot d\lambda}{\int_0^{\infty} S_{\lambda} \cdot d\lambda},$$

worin $S_{\lambda} \cdot d\lambda$ die Intensität der Strahlung innerhalb des Wellenlängengebietes λ und $\lambda + d\lambda$ bedeutet und ε_{λ} die Empfindlichkeit des Auges für das betreffende Spektralgebiet bezeichnet (vgl. unten S. 332, 374). Auf diese Größe hin wurde eine objektive Photometrie einzelner Lichtquellen versucht (KARRER, W. E. und R. PAULI, CONRAD).

Sehr erheblich ist die Differenz der Empfindlichkeit des Auges für den adäquaten Lichtreiz und den inadäquaten galvanischen Reiz ($6,72 \cdot 10^{-10}$ Watt gegenüber $53,2 \cdot 10^{-6}$ Watt — also fast 80000fach¹).

Zwischen Schwellenreizwert und Flächengröße besteht je nach Netzhautregion und Adaptationszustand eine verschiedene Beziehung. Für sehr kleine, innerhalb der Fovea (unter $1,5-2^{\circ}$) abgebildete Objekte gilt recht angenähert der von FECHNER und FÖRSTER vorgeahnte, von RICCÒ klar formulierte Satz², daß Schwellenreizwert und Gesichtswinkel oder Flächengröße ein konstantes Produkt bilden ($S \cdot F = k$), also die Empfindlichkeit proportional ist der Flächengröße des Bildes. Für größere Reizfelder bzw. im indirekten Sehen wird der Einfluß der Ausdehnung immer geringer. Im dunkeladaptierten Zustande gilt dortselbst für Öffnungswinkel von $1-10^{\circ}$ sehr angenähert umgekehrte Proportionalität von Schwellenreizwert und Quadratwurzel aus der Flächengröße, d. h. Konstanz von Schwellengröße und linearer Winkelgröße ($S \cdot \sqrt{F} = k'$ — PIPER, HENIUS, LASAREFF³). Für größere Objekte zwischen 5° und 15° , speziell oberhalb von 10° , ist — zumal im helladaptierten Zustande — keine deutliche Abhängigkeit der Reizschwelle von der Flächengröße festzustellen (PIPER, FUJITA, HENIUS); über die Merkhlichkeit entscheidet im wesentlichen nur die Lichtstärke⁴. Die

¹ POLLAND, B. u. J. VITEK: Biol. Listy **12**, 413 (1927).

² RICCÒ, A.: Arch. Ottalm. **6** (3), 375 (1877) — Zbl. prakt. Augenheilk. **1877**, 122.

³ PIPER, H.: Z. Psychol. **31**, 98 (1903). — LOESER, L.: Beitr. Augenheilk. Hirschberg-Festschr. 1905) — (mit FEILCHENFELD) Graefes Arch. **60**, 97 (1905). — KRIES, J. v.: Z. Sinnesphysiol. **41**, 376 (1907). — BOSWELL, F. P.: Ebenda **42**, 306 (1908). — HENIUS, K.: Ebenda **43**, 99 (1909). — FUJITA, T.: Ebenda **43**, 243 (1909). — LASAREFF, P.: Pflügers Arch. **142**, 235 (1911) — Z. Sinnesphysiol. **48**, 171 (1914). — KÜHL, A. (Abweichungen für ganz kleine foveale Flächen): Z. Biol. **60**, 481 (1913). — BORCHARDT, H.: Z. Sinnesphysiol. **48**, 176 (1913). — ABNEY, W. DE W. u. W. WATSON: Philosophic. Trans. roy. Soc. A **216**, 91 (1916). — GEHLHOFF, G. u. H. SCHERING: Z. Bel.wesen **25**, 17 (1919). — PIÉRON, H. (betr. Unterschiede nach Region, speziell Zentrum und Peripherie, sowie nach Wellenlänge): C. r. Acad. Sci. **170**, 525, 1203 (1920) — C. r. Soc. Biol. **83**, 753, 1022 (1920). — AUBERT, H. (1865, S. 82ff.; 1876, S. 493, 533, 536), vertritt eine umgekehrte Beziehung von Reizschwelle und Flächengröße bzw. Winkel. — Vgl. auch A. CHARPENTIER (zugleich mit der Angabe, daß nach Auftreten eines eben merkblichen Effektes der Lichtreiz erheblich verringert werden darf: Verschiedenheit der Schwelle für Erscheinen und Verschwinden — bestätigt von BUTZ und DONDERS): Arch. d'Ophtalm. **2**, 487 (1882). — TREITEL, TH.: Graefes Arch. **33** (2), 73, spez. 81 (1887). — SCHULZ, H.: Das Sehen S. 47. Stuttgart 1920. — Es sei daran erinnert, daß zur Erzeugung gleich starker Druckempfindungen die Gewichte mit den Flächen wachsen müssen, aber viel weniger schnell als diese, z. B. 1 g auf 20 qmm äquivalent mit 1,56 g auf 88 qmm, mit 2,23 auf 177 qmm (HANSEN, K.: Z. f. Biol. **73**, 167 [1921]). Vgl. bereits M. v. FREY: Erg. Physiol. **13**, 95, spez. 120ff. (1913).

⁴ CHARPENTIER, A.: Congr. internat. de physique, Paris 1900; vgl. bereits Arch. d'Ophtalm. **2**, 234, 487 (1882). — FUJITA, T.: Zitiert oben Anm. 3. — Analogerweise finden G. GEHLHOFF und H. SCHERING (Z. Bel.wesen **25**, 17 [1919]) unterhalb eines Gesichtswinkels von 60° zentral wie peripher starke Abnahme des Schwellenreizwertes mit dem Gesichtswinkel, darüber bloße Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke.

Wellenlänge scheint auf die Abhängigkeitsbeziehung von Einfluß zu sein (PRÉRON). Übrigens ist zu berücksichtigen, daß infolge der unvermeidlichen Lichtaberration im Auge jede Vergrößerung der Reizfläche zugleich eine stärkere Beleuchtung jedes einzelnen gereizten Netzhautelementes bedeutet. Dabei erweist sich unter gewissen Bedingungen und innerhalb bestimmter Grenzen die Gestalt der Fläche als bedeutungslos für den Schwellenreizwert (PIPER, HENIUS¹, FUJITA). Für kleine Objekte ergibt auch das Produkt aus Feldgröße und Expositionszeit — und zwar zwischen 12,5 und 125 σ — einen konstanten Wert². (Über die Beziehung von Farbenschwelle und Flächengröße s. unten S. 355.)

B. Farblose Lichteffekte bei Dunkeladaptation (Dämmerungssehen oder Skotopie³).

Bei der Erörterung der Wirkung des Lichtes auf das Auge seien nicht, wie sonst üblich, die Effekte auf das bereits vorher durch Licht beanspruchte und im Zustand veränderte Sehorgan vorangestellt, sondern es sei mit der Wirkung des Lichtes auf das völlig ausgeruhte, nicht verstimmte, absolut dunkeladaptierte Auge begonnen, und zwar mit der Wirkung einer Lichtstärke, welche das Sehorgan möglichst wenig aus diesem Zustande selbst herausführt und möglichst rasch nachher wieder in diesen zurückkehren läßt. Wir beginnen sonach mit den Erscheinungen des *Dämmerungssehens*, die jedoch hier nur grundsätzlich und kurz berührt werden sollen (unter Hinweis auf die Ausführungen im Sonderkapitel über Dunkeladaptation; bezüglich der mit Lichtabschluß einsetzenden elektiven Steigerung der Weißempfindlichkeit, speziell der Schwellenerregbarkeit vgl. auch S. 320, 442). Es genüge, hier zu bemerken, daß für das dunkeladaptierte Auge alle Lichter, mögen sie physikalisch gleichartig-homogen oder ungleichartig-komplex sein, mögen sie dem Hellauge farblos oder farbig erscheinen, auf sehr beträchtlich erniedrigter Intensitätsstufe zunächst farblos über die Schwelle treten. Alle sonst farbig erscheinenden Lichter zeigen hier bei wachsender Stärke ein *farblores* oder photochromatisches *Intervall*⁴ zwischen der „absoluten“ oder „generellen“ Schwelle und der „spezifischen“ oder Farbschwelle⁵, und zwar gilt

¹ HENIUS, K. (unter W. A. NAGEL — für Ausnahmestellung von rotem Licht bei Dunkeladaptation): Inaug.-Dissert. Leipzig 1908 — Z. Sinnesphysiol. **43**, 99 (1909). — Vgl. auch W. A. NAGEL: Zusatz zu Helmholtz' Physiol. Optik, 3. Aufl. **2**, 284 (1911).

² KRIES, J. v. (oberhalb 125 σ ergibt das Produkt wachsende Werte): Z. Sinnesphysiol. **41**, 381 (1907). — PRÉRON, H.: C. r. Acad. Sci. **178**, 966 (1924). — BLONDEL, A. u. J. REY: Ebenda **178**, 276, 1245 (1924). — Vgl. auch D. RUTENBERG: Z. Sinnesphysiol. **48**, 274 (1914). — BLANCHARDT, J.: Dtsch. opt. Wschr. **7**, 936, 958, 975 (1921). — COBB, P. W. u. M. H. LORING: J. of exper. Psychol. **4**, 175 (1921).

³ Vgl. die zusammenfassenden Darstellungen von A. TSCHERMAK: H.-D.-A. Erg. Physiol. **1** (2), 695 (1902). — KRIES, J. v.: Nagels Handb. d. Physiol., **3**, 168 ff. (1905). — NAGEL, A. W.: Zusatz zu Helmholtz' Physiol. Optik, 3. Aufl. **2**, 264 ff. (1911). — PARSONS, H.: Colour vision. 2. ed., 59 ff. (1924).

⁴ Diese Eigentümlichkeit ist auch die Grundlage dafür, daß für das dunkeladaptierte (nicht aber für das helladaptierte) Auge das Glühen eines Körpers bei steigender Temperatur durch ein Stadium von Grauglut (bei 400°) in jenes von Rotglut (bei 525°) übergeht, auf welches dann Gelbglut und Weißglut folgen. — Vgl. O. LUMMER (mit Ausnahme eines Zentralbezirkes von etwa 6°): Wied. Ann. **62**, 14 (1897).

⁵ CHARPENTIER, A.: Arch. de Physiol. **1877**, 894, spez. 934 — C. r. Acad. Sci. **88**, 189 (1879) — Arch. d'Ophthalm. **16**, 337 (1896). — BUTZ, R.: Inaug.-Dissert. Dorpat 1883. — KRIES, J. v.: Handb. d. Physiol. **3**, 19 (1905). — MONROE, M. M. (Psychologic. Monogr. **34**, 1 [1925]) findet das farblose Intervall für Spektralrot erheblich, am größten für L_{550} , am kleinsten bei 552 oder 489. — KOHLRAUSCH, A. (Tab. biol. **1**, 331 [1925]; **4**, 532 [1927]), gibt folgende Werte an: für die absolute Schwelle (4° Feldgröße, grünes Licht) 3–6 Millionstel Lux $\perp$ auf MgO, für die Farbenschwelle (1° Feldgröße) je nach Wellenlänge und Netzhautstelle 0,007–0,05 Lux $\perp$ auf MgO. — Über die Beeinflussung von allgemeiner und spezifischer Schwelle durch den Kontrast vgl. unten S. 481, 486.

dasselbe besonders deutlich für das indirekte, extrafoveale Sehen. (Über das Verhalten der Farbschwelle beim Dämmerungssehen vgl. unten S. 446.) Doch fehlt es auch für das direkte, foveale Sehen nicht, in welchem die Steigerung der Weißerregbarkeit durch Dunkeladaptation gegenüber kurzwelligen Lichtern erheblich, aber weitaus geringer ist als extrafoveal (etwa 36fach : 5000fach), während die schwache Zunahme gegenüber langwelligen Lichtern innerhalb wie außerhalb des Netzhautzentrums angenähert gleich ausfällt (BEST). Für sog. rotes Licht ist das farblose Intervall zwar auch vorhanden, jedoch am kleinsten (AUBERT, CHARPENTIER, KOSTER, HERING, TSCHERMAK, FRÖHLICH¹), ja es wird hier seitens mancher Beobachter (PARINAUD, KÖNIG sowie v. KRIES [zugleich für tiefblaues Licht], GÖTHLIN²) und unter bestimmten Bedingungen vermißt, was angesichts der starken individuellen und typenmäßigen Verschiedenheiten der Dunkeladaptation nicht verwunderlich erscheint³. Selbst starke Lichter, welche

¹ TSCHERMAK, A.: H.-D.-A. speziell S. 705, 716 (daselbst die Literatur bis 1902). — VOGELSANG, K. (unter F. W. FRÖHLICH): Z. Sinnesphysiol. **58**, 38 (1926).

² PARINAUD, H. (Bestreitung eines farblosen Intervalls für rote Lichter überhaupt): C. r. Acad. Sci. **1881**, **1884**, **1885** — Ann. d'Ocul. **85**, 113 (1881) — Arch. d'Ophtalm. **16**, 87 (1896). — KÖNIG, A. (Bestreitung eines farblosen Intervalls innerhalb der Fovea für alle Spektrallichter außer L_{580} , speziell auch für Spektralblau, „bei schwächster Intensität“; für Lichter 670—650 auch außerhalb der Fovea): Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. **1894**, 577. — KRIES, J. v. (Bestreitung für Spektralrot und Spektralblau — letzteres nunmehr auch von A. E. FICK angegeben): Z. Psychol. u. Physiol. **9**, 81, spez. 86 (1896); **15**, 327, spez. 348 (1897) — (teilweise Einschränkung) Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 184, 279 (1905). — BURCH, G. J. (allgemeine Negierung eines farblosen Intervalls): Proc. roy. Soc. Lond. B **76**, 199 (1905). — NAGEL, W. A. (Zugeben eines farblosen Intervalls auch für rotes Licht extrafoveal): Z. Psychol. u. Physiol. **36**, 9 (1904). — Zusatz zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 302 (1911). — NAGEL sowie A. KOHLRAUSCH [Fehlen eines farblosen Intervalls für Spektralblau in der Fovea: Pflügers Arch. **196**, 113, 118, vgl. auch 121 (1922)] bezeichnen demgemäß die äußersten langwelligen Lichter (oberhalb L_{670}) als „ohne Dämmerungswert“. — Ebenso vermißt G. F. GÖTHLIN [Sv. Vetenskap. Handl. **58**, 1 (1917)] ein photochromatisches Intervall für die Lichter von 820—620 in der total dunkeladaptierten Fovea bzw. bei 45' Gesichtsfeld, obwohl dabei die Energieschwelle auf $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ von dem bei Helladaptation an 50 Lux geltenden Werte herabging; hingegen ergab sich ein farbloses Intervall bei Dunkeladaptation und macularem Gesichtsfeld (3°) zwischen 660 und 620 μ , im indirekten Sehen auch bei Lichtern über 680 μ . — Hingegen haben andere Beobachter [vgl. A. TSCHERMAK: S. 715 (1902); F. W. EDRIAGE-GREEN (farbloses Intervall auch für Rot, selbst in der Fovea): J. of Physiol. **45**, 70 (1912); zuletzt K. VOGELSANG: Z. Sinnesphysiol. **58**, 38, spez. 47 (1926)] für sich ein beschränktes farbloses Intervall auch innerhalb der Fovea, und zwar auch für homogenes rotes Licht zweifellos sichergestellt. — Über das farblose Intervall im allgemeinen vgl. auch W. DE W. ABNEY (mit FESTING): Philosophic. Trans. **123**, 537 (1897) — Proc. roy. Soc. Lond. A **83**, 290 (1901) — (mit WATSON) Philosophic. Trans. A **116**, 91 (1916). — SCHÄFER, K. L. u. W. A. NAGEL: Z. Psychol. u. Physiol. **34**, 271 (1904). — LOESER: Ebenda **36**, 1 (1904). — IVES: Astrophys. J. **44**, 124 (1916). — RUSSEL: ibid. **45**, 60 (1917). — REEVES: J. de Physiol. **7**, 68 (1917) — Astrophys. J. **47**, 141 (1918). — BLANCHARD: Physiologic. Rev. **11**, 81 (1918) (zit. nach PARSONS).

³ Über die Beteiligung des Netzhautzentrums am Dämmerungssehen bzw. über foveale Dunkeladaptation bei Farbentüchtigen vgl. H. AUBERT (positiv): 1865, spez. S. 27. — CHARPENTIER, A. (positiv): Arch. de Physiol. **1877**, 894, spez. 911 — C. r. Acad. Sci. **86**, **91**, **96**, **97**, **100**, **101** (1877—1885) — Arch. d'Ophtalm. **16**, 188, 337 (1896) — PARINAUD, H. (negativ): C. r. Acad. Sci. **93**, 286 (1881); **99**, 937 (1884); **101**, 821, 1078 (1887); Arch. d'Ophtalm. **16**, 87 (1896) — La vision. Paris 1898. — KRIES, J. v. (negativ): Graefes Arch. **42**, 95 (1896) — (mit sehr verschiedenen Angaben) Z. Psychol. u. Physiol. **15**, 327 (1897). — (mit Zugeben einer gewissen fovealen Adaptation) Klin. Mbl. Augenheilk. **70**, 577 (1923). — BREUER u. PERTZ (unter J. v. KRIES — positiv): Z. Psychol. u. Physiol. **15**, 327 (1897). — TSCHERMAK, A. (mäßige, langdauernde Empfindlichkeitszunahme in der Fovea für alle Lichtarten): Pflügers Arch. **70**, 297 (1898) — H.-D.-A. S. 708, 714 (1902). — SCHÄFER, K. L. u. W. A. NAGEL (mit der Angabe einer sehr geringen und nur in den ersten 5—8 Minuten erfolgenden Empfindlichkeitssteigerung in der Fovea auf das etwa 20fache gegenüber einer solchen auf das 1000fache in der Netzhautperipherie): Z. Psychol. **34**, 271 (1904). — VAUGHAN u. BOLTUNOW: Z. Sinnesphysiol. **42**, 1 (1907). — W. A. NAGEL: Zusatz zu HELMHOLTZ, Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 282, 302 (1911). — BEST, F. (foveale Dunkeladaptation länger dauernd,

auch im Dunkelaug zu farbigen Eindrücken führen, zeigen ein *farbloses Anklingen*, ebenso wie eine farblose Nachbildphase (TSCHERMAK, M. H. FISCHER¹). Die totale Farbenblindheit des dunkeladaptierten Auges ist, wie gesagt, eine relative, auf ein bestimmtes Intensitätsintervall beschränkte.

Demgemäß sei *Dämmerungssehen* definiert als jener Zustand, in welchem innerhalb gewisser Grenzen der Lichtstärke sonst farbige Lichter, seien sie physikalisch homogen oder komplex, farblos erscheinen, und zwar sowohl im indirekten, wie auch im direkten Sehen. Das Dämmerungssehen bedeutet ein Sehen innerhalb des farblosen Intervalls. Dasselbe beschränkt sich nicht auf jene Intensitätsstufe ($1/2000$ bis etwa $1/30$ Lux), welche zwar die Schwelle für die extrafoveale Netzhautregion überschreitet, jedoch die Netzhautgrube selbst (mit etwa $1/30$ Lux Schwelle) noch unerregt läßt — was etwa dem Sehen bei tiefer Dämmerung entspricht —, sondern umfaßt noch jene Lichtstärken (oberhalb $1/30$ Lux), bei welchen auch bereits die fovealen Elemente, wenn auch farblos, reagieren. Beim Dämmerungssehen besteht zwar für sehr geringe Lichtstärken ein relatives zentrales Skotom², bei wachsender Lichtstärke schränkt sich dasselbe von $4,9^\circ$ oder gar $11^\circ 26'$ auf $1,8^\circ$ ein und wird schließlich überwunden, so daß nun auch die Fovea an dem noch farblosen Dämmerungssehen beteiligt ist. Entsprechend den verschiedenen Graden von Dunkeladaptation sind zwar selbst wieder verschiedene Grade von Dämmerungssehen möglich, jedoch sei dieser Terminus, wenn er schlechtweg oder mit dem Zusatz „im engeren Sinne“ gebraucht wird, immer auf den Zustand absoluter oder vollendeter Dunkeladaptation, also maximal gesteigerter Weißerregbarkeit bezogen, wie er, ausgehend von guter Helladaptation (nicht Blendung!), nach einem Lichtabschluß von $1/2$ Stunde nahezu, von 2 Stunden völlig erreicht ist.

Nach vorausgeschicktem längerem Lichtabschluß und unterhalb einer oberen Grenze der Intensität erscheinen uns, wie gesagt, alle Lichter bzw. alle sog.

für langwelliges Licht noch weiter fortschreitend): Graefes Arch. **76**, 146 (1910) — Z. Biol. **68**, 111 (1917). — WÖFLIN, E. (mäßige, schneller verlaufende Empfindlichkeitssteigerung in der Fovea): Graefes Arch. **76**, 464 (1910). — INOUE, N. u. S. OINUMA (binokularer Simultanvergleich des einen dunkeladaptierten mit dem anderen helladaptierten Auge): Ebenda **79**, 45 (1911). — DITTLER, R. u. I. KOIKE (Untersuchung mit Doppelbildern, mäßiger Anstieg zwischen 10 ($12''$) und $30'$ Exzentrizität): Z. Sinnesphysiol. **46**, 166 (1912). — GÖTHLIN, G. F. (mit der Angabe eines adaptativen Anstieges der Schwellenerregbarkeit für langwelliges Licht in der Fovea [$45'$] auf das 4—5fache — jedoch ohne farbloses Intervall, in der Macula [3°] auf das 9—50fache): Sv. Vet. Akad. Handl. **58**, 1 (1917). — HECHT, S. (mit der Angabe eines sehr raschen Anstieges und Endes [$10'$] der fovealen Dunkeladaptation für rotes Licht): J. gen. Physiol. **4**, 113 (1921). — KOVÁCS, A.: Z. Sinnesphysiol. **54**, 161 (1922). — KOHLRAUSCH, A. (mit der Angabe eines gleichen Anstieges der Empfindlichkeit für rotes Licht im Zentrum wie in der Peripherie bis zu einem Maximum nach 10—15 Minuten, hingegen hochgradiger Verschiedenheit für Lichter geringerer Wellenlänge, indem für diese der Anstieg intrafoveal nicht stärker sei als für langwellige, extrafoveal jedoch in zwei gegeneinander geknickten Teilen erfolge): Pflügers Arch. **196**, 113 (1922); vgl. auch **200**, 210 (1923). — VOGELANG, K. (intrafoveal mäßige und später einsetzende Empfindlichkeitssteigerung für alle Prüflichter, und zwar für kurzwellige deutlich stärker als für langwellige, verzögert während des kritischen Stadiums): Ebenda **206**, 29 (1924); vgl. auch **203**, 1 (1924) — Erg. Physiol. **27**, 122, spez. 156ff. (1927). — FUJITA, T., J. Biophysies **2**, XXI (1927). — Über foveale Dunkeladaptation bei total Farbenblinden vgl. E. HERING u. C. HESS: Pflügers Arch. **71**, 105 (1898). — HESS, C. (Untersuchung der Foveafunktion ohne Fixation mittels der Methode des Punktmusters und der Methode des bewegten Streifens): Z. Psychol. u. Physiol. **29**, 99 (1902) — Ber. dtsh. ophthalm. Ges. Heidelberg **1903** — Methodik, spez. S. 294ff. — HOFMANN, F. B. u. F. NUSSBAUM: Z. Biol. **78**, 251 (1923).

¹ FISCHER, M. H. (unter A. TSCHERMAK): Pflügers Arch. **198**, 311 (1923).

² Auch bezüglich des überhaupt auf einen relativ kleinen zentralen Bezirk beschränkten pupillomotorischen Reflexes ist die Fovea des dunkeladaptierten Auges gegenüber schwachen Lichtreizen minder erregbar als die parafoveale Zone, während im helladaptierten Auge ein steiler, rein zentrifugaler Abfall besteht [HESS, C.: Arch. Augenheilk. **58**, 182 (1907). — ENGELKING, E.: Z. Sinnesphysiol. **50**, 319 (1919)].

Farben farblos¹: „bei Nacht sind alle Katzen grau“. Auch die Serie homogener Lichter, wie sie in einem *Spektrum* gegeben sind, erscheint dabei als ein grauweißliches Band von charakteristischer Helligkeitsverteilung, nämlich mit relativer Unterwertigkeit der langwelligen und Überwertigkeit der kurzwelligen Hälfte gegenüber jener Verteilung, welche für das farbig sehende Hellauge gilt. Dementsprechend sind bei einer die Fovea noch nicht erregenden Lichtstärke die Strahlungen über 670 nahezu unsichtbar². Eine Charakteristik für die *Verteilung der subjektiven Helligkeit*, wie sie bei vollendeter Dunkeladaptation, also beim Dämmerungssehen im engeren Sinne erreicht wird, ergeben die *Methoden der subjektiven Photometrie*³. Es zeigt sich dabei vor allem, daß die Verteilung der subjektiven Helligkeit ebenso wie die Verteilung der physikalischen Energie verschieden ist je nach der Art der Lichtquelle und je nach der Erzeugungsart des Spektrums — ob produziert durch Dispersion, d. h. Verschiedenheit der Brechung, oder durch Diffraktion, d. h. Verschiedenheit der Beugung gemäß der Wellenlänge. Ein Dispersionsspektrum zeigt nämlich eine ungleichmäßige Wellenlängenverteilung, und zwar eine nach dem kurzwelligen Ende fortschreitende, von der Substanz des Prismas abhängige Verzerrung — weshalb der langgezogene kurzwellige Teil relativ dunkel erscheint; ein Diffraktionsspektrum zeigt hingegen eine gleichmäßige Wellenlängenverteilung, wobei nur der Verteilungsmaßstab vom Feinheitgrade des Beugungsgitters abhängt, weshalb der nicht ausgezogene kurzwellige Teil relativ hell erscheint. Beobachtungsdaten, die an einem Dispersionsspektrum gewonnen wurden, sind, um vergleichbar zu werden, zunächst auf das unverzerrte Diffraktionsspektrum als „Normalspektrum“ umzurechnen⁴. Da die Energieverteilung im letzteren vom Maximum nach dem

¹ Über eventuelle bläuliche Tönung des Dämmerungslichtes vgl. J. v. KRIES u. W. A. NAGEL: Z. Psychol. u. Physiol. **12**, 1, spez. 29 (1896). — NAGEL, W. A. (mit der Angabe, daß etwa L_{485} als „unvariabler Punkt“ seinen Farbenton bei Hell- und Dunkeladaptation beibehalte, bzw. daß die Empfindlichkeitsqualität beim Dämmerungssehen im Tone mit jener für L_{485} bei Helladaptation übereinstimme): Zusatz zu Helmholtz' Physiol. Optik, 3. Aufl., 2, 293 (1911). — Vgl. auch Y. O. SIVÉN (und WENDT): Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **14**, 196 (1903); **17**, 306 (1905); **19**, 356 (1907) — Z. Sinnesphysiol. **42**, 224 (1907) — Graefes Arch. **42**, 2 (1913). — KROH, O.: Z. Sinnesphysiol. **53**, 197 (1922). — TSCHERNING (für Violetttönung): Arch. néerl. Physiol. **7**, 450 (1922). — SCHRÖDINGER, E. (Deuteranomalier: Gleichung mit L_{495} ; Normaler mit L_{430}): Naturwiss. **13**, 373 (1925).

² Vgl. die Bestimmungen von F. HILLEBRAND (Sonnenlicht-, Gaslichtspektrum): Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III. **98**, 70 (1889). — KÖNIG, A. (Gaslichtspektrum): Z. Psychol. u. Physiol. (Helmholtz-Festschrift) **1891**, 309 — Ges. Abh. S. 338. — ABNEY, W. DE W. u. FESTING (Bogenlampenspektrum): Philosophic Trans. roy. Soc. A **183**, 531 (1892). — KRIES, J. v. u. W. NAGEL: Z. Psychol. u. Physiol. **12**, 45 (1896) u. Abh. **1**, 1. H. — HAYCRAFT, J. B. (Flimmerwerte): J. of Physiol. **21**, 126 (1897). — SCHATERNIKOFF, M. (Flimmerwerte — für Sonnenlicht und Himmelslicht): Z. Psychol. u. Physiol. **29**, 255 (1902) u. Abh. **1**, 2. H., 189 (1902). — TRENDLENBURG, W. (Nernstlichtspektrum): Zbl. Physiol. **17**, 720 (1904) — Z. Psychol. u. Physiol. **37**, 33 (1904). — LUMMER, O.: Physik. Z. **14**, 97 (1913) — vgl. auch Wied. Ann. **62**, 14 (1892). — BENDER, H. (Sehschärfen- und Flimmerwerte): Z. Sinnesphysiol. **50**, 1 (1916). — KOHLRAUSCH, A.: Pflügers Arch. **196**, 113 (1922); vgl. auch **200**, 210 (1923). — HECHT, S. u. R. E. WILLIAMS: J. gen. Physiol. **5**, 1 (1922). — LASAREFF, P. (Flimmerwerte): Pflügers Arch. **196**, 177 (1922); vgl. auch **154**, 459 (1913). — SLOAN, L. L. (unter FERREE und RAND — Äquivalenzwerte auf fovealem [57'] und macularem [4° 49'] Feld im Spektrum des Nernstlichtes und der Wolframlampe): Psychologie. Monogr. **38**, 1 (1928).

³ Bezüglich Photometrie im allgemeinen sei speziell verwiesen auf E. LIEBENTHAL: Praktische Photometrie. Braunschweig 1907. — BRODHUN, E.: Erg. exakt. Naturwiss. **6**, 231 (1927).

⁴ Für Flintglas mit Brechungsindex $n_D = 1,717$ beträgt die Dispersion $(n_F - n_C) = 0,02431$. Eine vereinfachte Dispersionsformel hat T. HARTMANN [Astrophys. J. **8**, 218 (1898)] angegeben. — Die vielfach geübte Wiedergabe der unveränderten Wertreihen für beide Spektrumarten über einer Grundlinie von gleichmäßigem, unverzerrtem Normalmaßstab

kurzwelligen Ende hin ein steileres Gefälle aufweist als im ersteren (vgl. unten spez. Abb. 126), verlieren bei Gleichhochhalten des Gipfels die relativ langwelligen Ordinaten an Größe (bis auf etwa $\frac{3}{4}$ im Grenzfalle), während die relativ kurzwelligen Ordinaten gewinnen (bis auf etwa das Doppelte im Grenzfalle); infolgedessen rückt der Gipfel der Kurve für das Normalspektrum, verglichen mit jener für das Dispersionsspektrum, nach dem kurzwelligen Ende hin, und zwar um so mehr, je näher er letzterem bereits im Dispersionsspektrum gelegen war (vgl. Abb. 126). — Die Helligkeitsverteilung in einem Spektrum — auch in dem beim Dämmerungssehen farblos gesehenen Spektrum — ist selbst nicht meßbar, sie läßt sich nur zahlenmäßig charakterisieren durch die Intensitätsabstufung eines bestimmten Vergleichslichtes, das für die einzelnen Stellen

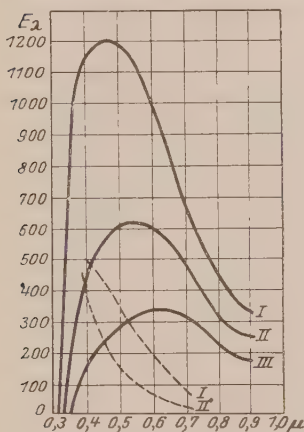


Abb. 125. Energieverteilung im Normal- oder Diffraktionsspektrum des Sonnen- und Himmelslichtes für verschiedene Orte. Energieverteilung der Sonnenstrahlung (—): I. an der oberen Grenze der Atmosphäre — Max. bei 470μ ; II. an der Erdoberfläche bei hohen Sonnenhöhen — Max. bei 540μ ; III. an der Erdoberfläche bei niedrigen Sonnenhöhen — Max. bei 620μ . Energieverteilung der Himmelsstrahlung (---): I. bei hohen Sonnenhöhen — Max. um 400μ ; II. bei niedrigen Sonnenhöhen — Max. unter 400μ . (Nach ABBOT.)

den Eindruck gleicher Helligkeit macht, sog. optische Gleichungen ergibt. Die Ordinaten der Äquivalenzkurve, als „Dämmerungswerte“ (v. KRIES) bezeichnet, bedeuten direkt vergleichbare Intensitätsstufen eines und desselben Lichtes; doppelte Lichtintensität bedeutet aber keineswegs doppelte Helligkeit usw.

Die Intensitätsabstufung in der Äquivalenzkurve bzw. die dadurch charakterisierte Verteilung der subjektiven Helligkeit geht nun keineswegs der physikalischen Energieverteilung oder Strahlungskurve im Spektrum parallel. Diese kann direkt nicht nach dem Helligkeitseffekt, nicht photometrisch mittels des elektiv absorbierenden Auges ermittelt werden, sondern nur durch Effekte anelektiver Absorption mittels thermoelektrischer oder bolometrischer Methoden¹. Die so bestimmte Verteilung der Lichtstärke zeigt erhebliche Differenzen je nach der verwendeten Lichtquelle. Im Spektrum des Sonnenlichtes erweist sich die Energieverteilung zudem als in hohem Maße variabel (vgl. Abb. 125), und zwar in Abhängigkeit von der Höhenlage und den atmosphärischen Verhältnissen² des Beobachtungsortes und von der Sonnenhöhe, wobei das Maximum im Normalspektrum von 470μ (extraterrestrisch an der Grenze der Atmosphäre³)

ergibt für das Dispersionsspektrum ein falsches Bild. Korrekt ist eigentlich nur die Darstellung jeder Wertreihe auf dem zugehörigen Maßstab, bzw. beider Wertreihen über verschiedenen Abszissenmaßstäben, wobei man die ersten zwei Abszissenpunkte beider Maßstäbe zusammenfallen läßt. Bei Umrechnung der Dispersionswerte auf die Normalwerte erhalten die zwischen je zwei entsprechenden Lichtarten gelegenen Flächenstreifen — entsprechend der Gleichheit der Lichtmenge in beiden Spektren — denselben Flächeninhalt.

¹ Ist die Energieverteilung im Spektrum einer Lichtquelle (beispielsweise der HEFNERschen Normalkerze — vgl. S. 329, Anm. 5) bekannt, so kann jene im Spektrum einer anderen Lichtquelle indirekt ermittelt werden, indem man beide Spektren an einer genügenden Zahl identischer Orte spektrophotometrisch vergleicht. Zuverlässiger ist allerdings die jedesmalige direkte Bestimmung. Noch mehr gilt dies gegenüber der Ableitung der Energieverteilung aus Helligkeitsverteilung und Empfindlichkeitskurve (s. unten S. 376).

² Vgl. dazu speziell G. MÜLLER: Meteorolog. Z. 1912, 515.

³ Die extraterrestrische Energiekurve kann natürlich nur konstruiert, nicht unmittelbar bestimmt werden; es bleiben daher solche Strahlungen dabei unberücksichtigt, welche — wie gewisse ultraviolette durch Ozon — in der Erdatmosphäre vollständig absorbiert werden, also überhaupt nicht zur Erdoberfläche gelangen. Bei der Sonnentemperatur von 6000°C ist ursprünglich das Maximum bis 450μ zu erwarten.

bis $540\text{ }\mu\mu$ (terrestrisch bei hoher Sonnenhöhe) oder $620\text{ }\mu\mu$ (terrestrisch bei niederer Sonnenhöhe), ja $650\text{--}700\text{ }\mu\mu$ (gegenüber $1000\text{ }\mu\mu$ im Dispersionspektrum — nach älteren Beobachtungen LANGLEYS¹) wandert. Die einzelnen Spektrallichter erfahren in der Atmosphäre eine sehr ungleiche Schwächung, welche zudem mit wachsender Schichtdicke für kürzere Wellenlängen weit rascher fortschreitet als für längere: so vermindert sich die Strahlung $760\text{ }\mu\mu$ von Zenithhöhe bzw. Schichtdicke 1 bis zu Sonnenhöhe $8,3^\circ$ bzw. Schichtdicke 7 nur von 0,95 (extraterrestrischer Wert = 1) auf 0,71, also auf etwa 75%, hingegen die Strahlung $400\text{ }\mu\mu$ unter gleichen Verhältnissen von 0,51 auf 0,01, also auf etwa 2% des Ausgangswertes². Auch ist die Energieverteilung im Spektrum des Sonnenlichtes und des diffusen Himmelslichtes stark verschieden, indem für das letztere im langwelligen Teil ein Intensitätsverhältnis von etwa 0,7, im kurzwelligen ein solches von 1,5, gilt³. Nach dem Gesagten erscheint das Sonnen- bzw. Tageslichtspektrum zu einer Charakterisierung der subjektiven Helligkeitsverteilung bzw. der Empfindlichkeit des Auges, sei es dunkeladaptiert oder helladaptiert, wenig geeignet, indem jedesmal gleichzeitig erst die eben gerade geltende Energieverteilung bestimmt werden müßte — wenigstens auf indirektem Wege (s. unten); auch bedeutet das Tageslicht die Quelle einer recht variablen farbigen Verstimmung (vgl. S. 342). Eine bloße tabellarische Deduktion der Energieverteilung aus den Daten betreffs Bewölkung und Sonnenhöhe ist m. E. unzulänglich⁴. — Weit konstanter ist die Energieverteilung im Spektrum künstlicher Lichtquellen⁵: so ergibt sich für die Petroleumlampe (vgl. Abb. 126) das Energiemaximum

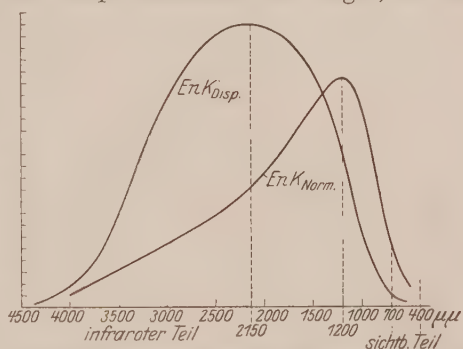


Abb. 126. Energieverteilung im Dispersionspektrum ($EnK_{Disp.}$ — empirisch, d. h. thermoelektrisch bestimmt) und im Normal- oder Diffraktionsspektrum ($EnK_{Norm.}$ — errechnet) des Petroleumlichtes. (Nach PULFRICH.)

im Dispersionspektrum bei $2150\text{ }\mu\mu$, umgerechnet auf das Normalspektrum bei $1200\text{ }\mu\mu$. Unterhalb dieses Maximums fällt die Lichtstärke ziemlich steil, anfangs rascher, dann langsamer — oberhalb des Maximums erfolgt das Absinken bedeutend flacher —, speziell im Normalspektrum. Die Energieverteilung

¹ LANGLEY, P.: Ann. Chim. Phys. **17**, 162 (1888) — J. of Sci. **1889**, 1. — ABBOT, C. G.: Astrophys. J. **34**, 197 (1911) — Ann. Astrophys. Obs. of the Smithsonian Inst. **1**—**4** (1920 bis 1922). — NICHOLSON: Physik. Z. **14**, 1220 (1913). — Vgl. die Darstellung bei C. DORNO: Handb. d. Strahlentherapie, herausgeg. von H. MEYER, **1**, 29ff. Berlin-Wien 1925 — auch M. LUCKIESH: Colour and its applications. New York 1921.

² ABNEY, W. de W.: Philosophic. Trans. **177**, 423 (1887) — Nature **1893**, 538. — Vgl. auch J. H. PARSONS: Colour vision, 2. ed. p. 29. Cambridge 1924 (mit weiterer Literatur).

³ HAUSER, F.: Naturwiss. **13**, 197 (1925).

⁴ Demgemäß ist die Voraussetzung einer bestimmten Energiekurve für das Sonnenspektrum, wie sie beispielsweise E. SCHRÖDINGER [Naturwiss. **12**, 925 (1924)] bei Aufstellung einer sog. Stäbchen- und einer sog. Zapfenkurve macht, recht problematisch. Dasselbe gilt von der Betrachtung über symmetrische Lage der optischen Sinnesbreite zum Energiemaximum des Sonnenspektrums (so bereits bei O. LUMMER: Ziele der Leuchttechnik, § 86. München-Berlin 1918).

⁵ An solchen Bestimmungen seien hier angeführt für Gaslicht (Triplexbrenner): KÖNIG, A.: Helmholtz-Festschrift 1891 — Ges. Abh., S. 193. Leipzig 1903. — Hefnerkerze (Amylacetat): ÅNGSTRÖM, K.: Nova acta reg. soc. sci. Upsal. III **20** (1903). — Nernstlicht: PFLÜGER, A.: Ann. Physik. **4**, F. **9**, 185 (1902) — GÖTHLIN, C. F.: Sv. Vetenskap. Akad. Handl. **27**, 1, spez. 36 (1917). — SLOAN, L. L. (auch Wolframlampe): Psychologic. Monogr. **38**, 1 (1928). — Petroleumlampe: PULFRICH, C.: Naturwiss. D 553 (1922) — Die Spektroskopie im Dienste der Photometrie und Pyrometrie. Berlin 1923.

im Spektrum glühender Körper ist bekanntlich¹ abhängig von der Temperatur: so liegt² das Maximum für den Kohlenbogen mit 4200° bei $700\ \mu\mu$, für den Metallfaden einer gasgefüllten Glühlampe mit 2810° bei $1000\ \mu\mu$, für den Metallfaden einer Vakuumglühlampe mit 2335° bei $1200\ \mu\mu$. — Neben der Natur und Temperatur der Lichtquelle nimmt auf die Energieverteilung in einem Spektrum noch das elektive Absorptionsvermögen der verwendeten optischen Behelfe (Linsen, Prismen, Platten) einen nicht zu vernachlässigenden Einfluß (vgl. S. 376, 381, Anm. 1, 420).

Ganz verschieden und weitgehend unabhängig von der physikalischen Energieverteilung steigt die *physiologische Helligkeitsverteilung* bzw. die Äquivalenz- oder Sichtbarkeitskurve (ebenso die Reizschwellenverteilung³) in dem bei vollendeter Dunkeladaptation farblos gesehenen Spektrum vom langwelligen Ende her, welches verkürzt erscheint, steil, vom kurzwelligen Ende her minder steil bis zu einem Maximum, welches von Farbentüchtigten für das Dispersionsspektrum des Gaslichtes bei 535 bzw. 520 normal (KÖNIG), 537 (HILLEBRAND), 536,2 bzw. 522 $\mu\mu$ normal (SCHATERNIKOFF⁴), 535 (TRENDELENBURG), ferner

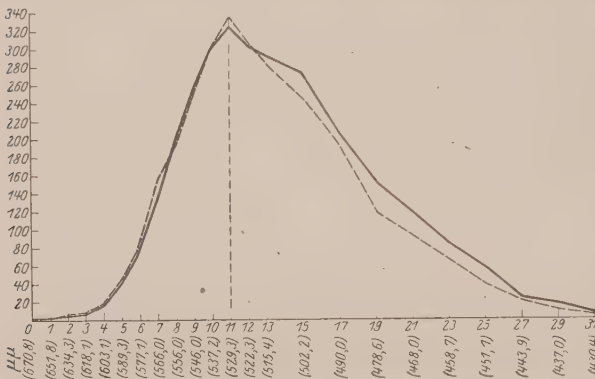


Abb. 127.

Äquivalenzkurve der Helligkeitsverteilung im Dispersionsspektrum — des direkten Sonnenlichtes, — des blauen Himmelslichtes für das Dämmerungsehen des Farbentüchtigten. (Nach SCHATERNIKOFF.)

spektrum des Nernstlichtes bei $530\ \mu\mu$ (TRENDELENBURG) gefunden wurde. Nicht bloß nach der Art der Lichtquelle und der Erzeugungsweise des Spektrums, sondern auch je nach dem Dunkeladaptationsgrade⁵ und je nach der Individuali-

von einem sog. Grünblinden (W. A. NAGEL — vgl. Abb. 145) bei 544 bzw. $533\ \mu\mu$ normal, bei 527 (HILLEBRAND), $529,3\ \mu\mu$ für das Dispersionsspektrum des Sonnenlichtes, sowie des im Blaugrün und Blau höhere Äquivalenzwerte ergebenden blauen Himmelslichtes nach SCHATERNIKOFF — Abb. 127), für das Dispersionsspektrum der Bogenlampe bei $532\ \mu\mu$ (gegen $580\ \mu\mu$ bei Tagessehen — ABNEY und FESTING), für das Dispersions-

¹ Vgl. dazu speziell G. MÜLLER, Meteorolog. Zeitschr. **1912**, S. 515. Das Wiensche Verschiebungsgesetz gestattet aus photometrischen Messungen die Temperatur einer Lichtquelle zu berechnen.

² Vgl. C. OPPENHEIMER u. L. PINCUSSEN: Tab. Biol. **2**, 200 (1925).

³ RÄHLMANN, E.: Graefes Arch. **22** (1), 232 (1876). — CHARPENTIER, A. (mit Maximum im Normalspektrum bei L_{500}): C. r. Acad. Sci. **101**, 976 (1885) — Arch. d'Ophtalm. **6**, 114, spez. 126 (1886); **16**, 188 (1896). Vgl. auch die „Schwellenkurven“ von A. KÖNIG, ABNEY u. FESTING, A. PFLÜGER, H. PARINAUD (Auerlichtspektrum mit Maximum bei 527 gegenüber 589 für das Hellauge): Ann. d'Ocul. **112**, 228 (1894). — HAYCRAFT, J. B. (Maximum bei 525 gegenüber 590 für das Hellauge): J. of Physiol. **21**, 126 (1897). — HOLM, E.: Graefes Arch. **108**, 1 (1922) — zugleich mit Recht gegen Zurückführung des Zentralskotoms auf Absorptionswirkung des Maculapigments seitens TSCHERNING [Ann. d'Ocul. **158**, 625 (1922)]. — MÖLLER, H. V.: Klin. Mbl. Augenheilk. **78**, Beil. 4, 220 (1927).

⁴ SCHATERNIKOFF, M.: Z. Psychol. u. Physiol. **29**, 255 (1902).

⁵ So geben J. v. KRIES und R. STEGMANN (Inaug.-Dissert. Freiburg 1901) an, daß eine bei mäßiger Dunkeladaptation farblos erscheinende Gleichung zwischen spektralem Orange und Blaugrün bei fortschreitender Dunkeladaptation ungültig wird, und zwar bei sehr geringer Intensität gegen den Sinn, bei höherer im Sinne des PURKINJESCHEN Phänomens [Z. Psychol. u. Physiol. **25**, 225 (1901)]. — TSCHERMAK, A. [Pflügers Arch. **70**, 297 (1898)], fand durchwegs Änderung im Sinne des PURKINJESCHEN Phänomens.

tät¹ des beobachtenden Auges ergeben sich gewisse Verschiedenheiten der einzelnen Äquivalenzkurven; in letzterer Hinsicht ist in erster Linie an Differenzen in der Lichtabsorption vor Erreichen der lichtempfindlichen Schicht (speziell Linsenfärbung — vgl. unten S. 343, Anm. 4) zu denken. Im wesentlichen stimmen jedoch bei vollendeter Dunkeladaptation und gleichem Spektrum die Kurven für die Farbentüchtigten beider Typen sowie für alle partiell oder total Farbenblinden überein (HILLEBRAND² für Farbentüchtige und Rotgrünblinde, KÖNIG³ auch für Totalfarbenblinde; bestätigt und auf die sog. anomalen Trichromaten, d. h. extrem blausichtigen Farbentüchtigen erweitert von W. A. NAGEL⁴, für Totalfarbenblinde — HERING, HESS, v. KRIES und NAGEL⁵). Für den typischen Totalfarbenblinden bleibt, nebenbei bemerkt, bei Helladaptation dieselbe Helligkeitsverteilung im Spektrum (mit Maximum im Dispersionsspektrum des Tageslichtes bei 528–522 bzw. 529, des Gaslichtes bei 537 $\mu\mu$) bestehen (vgl. die Übereinstimmung der Dauerkurve des typischen Totalfarbenblinden und der Dämmerungskurve des Farbentüchtigen in Abb. 128). Die Gleichungen des typischen Totalfarbenblinden erweisen sich als unabhängig von Lichtstärke und Adaptationszustand. — Für ein und dasselbe Auge ergeben sich — im Gegensatz zu der örtlichen Abstufung der Schwellenempfindlichkeit (s. oben S. 321) — keine nennenswerten Unterschiede an relativen Dämmerungswerten nach der *Netzhaut-region*; farblose Gleichungen verschiedenartiger Lichter behalten beim Vergleich extramacularer Stellen verschiedener Exzentrizität im dunkeladaptierten Auge angenähert ihre Gültigkeit⁶. Nebenbei bemerkt, ist die allgemeine Verwendung und Verwertung der Äquivalenzcharakteristik nur zulässig unter der Voraussetzung, daß die betreffenden optischen Gleichungen von der Lichtstärke an sich (wenigstens innerhalb der benutzten Energiegrenzen) *unabhängig* seien. Daß diese Voraussetzung zulässig ist, wird später noch ausführlich dargelegt werden.

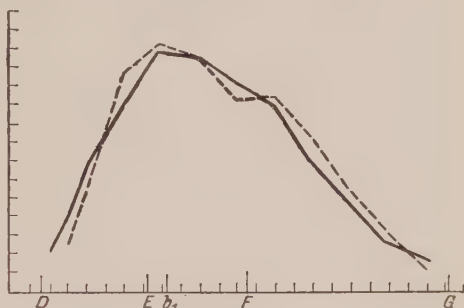


Abb. 128. Äquivalenzkurve der spektralen Helligkeitsverteilung im Dispersionsspektrum des Himmelslichtes für das Dämmerungsssehen des Farbentüchtigen (gestrichelt) und für einen typischen Totalfarbenblinden (ausgezogen). (Nach HERING.)

Die Diskrepanz zwischen der subjektiven Helligkeitsverteilung und der physikalischen Energieverteilung in einem Spektrum wird charakterisiert durch den Vergleich der Äquivalenzkurve bzw. der sog. Dämmerungswerte und der Energiewerte für das Dispersionsspektrum wie für das Normalspektrum (vgl.

¹ STARK, H.: Inaug.-Dissert. Freiburg 1897. — KRIES, J. v.: Zusatz zu Helmholtz' Physiol. Optik, 3. Aufl., 2, 342 (1911). — HESS, C.: Arch. Augenheilk. **63**, H. 4 (1909).

² HILLEBRAND, F.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **98**, 70 (1889).

³ KÖNIG, A.: Helmholtz-Festschrift **1891**, 309 — Ges. Abh. S. 144, vgl. auch S. 338.

⁴ NAGEL, W. A. (mit J. v. KRIES): Z. Psychol. u. Physiol. **23**, 161 (1900).

⁵ HERING, E.: Pflügers Arch. **49**, 563 (1891) — (mit C. HESS) ebenda **71**, 105 (1918). — HESS, C.: Z. Psychol. u. Physiol. **29**, 99 (1902). — KRIES, J. v. u. W. A. NAGEL: Ebenda **13**, 293 (1897). — Vgl. die Übersicht bei A. TSCHERMAK: H.-D.-A. S. 752ff. (1902). — MAY, B. (unter W. A. NAGEL): Z. Psychol. u. Physiol. **42**, 69 (1908). — Vgl. u. a. H. BENDER: Z. Sinnesphysiol. **50**, 1 (1919). — KRAVCOV, S. W.: Graefes Arch. **118**, 285 (1927).

⁶ Vgl. speziell J. v. KRIES: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 195 (1905). Derselbe fand [Z. Psychol. u. Physiol. **15**, 277 (1897)] die Dämmerungswerte bei 10° und 20° Exzentrizität völlig übereinstimmend, bei 4° jedoch konstante Abweichungen. Vgl. dazu M. H. FISCHER [Pflügers Arch. **198**, 311 (1923), spez. S. 343].

Abb. 139, S. 372). Die Division der einzelnen Äquivalenzwerte durch die Energie-
werte für das Normalspektrum gestattet uns die sog. *Normalempfindlichkeitskurve*¹
(Emp.K.) *des Dunkelauges* (bei vollendeter Adaptation) für die spektrale Lichter-
reihe mit Maximum bei $507 \mu\mu$ (KÖNIG — Abb. 139), bei $515 \mu\mu$ (BENDER, ebenso
LUMMER), bei $510 \mu\mu$ (LAURENS), bei $520 \mu\mu$ (KOHLEAUSCH, dessen Kurve E_D
— vgl. Abb. 142 — bei einer Verschiebung um $-13 \mu\mu$ nahezu mit jener
von KÖNIG übereinstimmt), bei $511 \mu\mu$ (HECHT und WILLIAMS), bei $500 \mu\mu$
(und zwar $0,02$ MK Lichtstärke — SLOAN) zu entwerfen. Dieselbe charakterisiert
zugleich die Helligkeitsverteilung, wie sie rechnerisch bei gleichmäßiger Energie-
verteilung, also im isenergetischen Normalspektrum bestünde. Da die Energie
im sichtbaren Teil des Spektrums des Gas- oder Petroleumlichtes (nicht so —
allgemein gesprochen — des Sonnenlichtes!) vom langwelligen nach dem kurz-
welligen Ende stetig abfällt, allerdings nicht gleichmäßig, sondern anfangs rasch,
dann immer langsamer, so verschiebt sich in der Empfindlichkeitskurve — ver-
glichen mit der Kurve der Äquivalenzwerte — der Gipfel nach einem Lichte
kürzerer Wellenlänge und reduzieren sich die langwelligen Ordinaten, während
die kurzwelligen relativ gewinnen. Für die Form der Normalempfindlichkeits-
kurve kommt als physikalischer Faktor nur die Wellenlänge, nicht mehr zugleich
die Intensität der einzelnen Lichter bzw. die Art der benutzten Lichtquelle
und der Charakter des Spektrums in Betracht. Somit erscheint diese Kurve
rein physiologisch bestimmt; bei vollendeter Dunkeladaptation ergibt sich eine
je nach Methode und Beobachter nur wenig verschiedene, sehr charakteristische
Form. Der Vergleich von Dämmerungsäquivalenzkurve (D.Ä.K.) und Dämme-
rungsempfindlichkeitskurve (D.E.K.) (Abb. 139) zeigt übrigens, daß die Abstufung
an Helligkeit im tatsächlichen farblos gesehenen Spektrum, gleichgültig welcher
Lichtquelle und welchen Charakters, nicht so sehr auf Abstufung an Lichtstärke
als vielmehr auf eine spezifisch verschiedene Empfindlichkeit des Sehorgans
selbst zu beziehen ist. Dementsprechend zeigen auch die Dämmerungskurven
für Spektren verschiedener Lichtquellen trotz erheblicher Verschiedenheiten der
Energieverteilung doch eine recht ähnliche Gestalt.

Wir können daraufhin in bezug auf das Dunkelauge jedem überschwelligen
Lichte, speziell *jeder spektralen Strahlung einen Weiß-Reizwert bzw. Dämmerungs-
wert oder eine „Weißvalenz“* bei Dunkeladaptationszustand“ zuschreiben und die
Weißvalenzen durch die Ordinaten der Helligkeitsäquivalenzkurve ausdrücken,
und zwar auch an Größenrelation. Die Helligkeitsäquivalenzkurve für das farblos
sehende Dunkelauge kann somit als die *Weißvalenzkurve* des gegebenen Spektrums
für das gegebene Auge bezeichnet werden. Bei der Aufstellung des Begriffes der
Weißvalenz eines Lichtes handelt es sich nicht um eine physikalische Qualifizierung
an sich, sondern um eine reizphysiologische Qualifizierung für ein bestimmtes
Auge in einem bestimmten Zustande, jedoch ausgedrückt in physikalischen

¹ KÖNIG, A.: (der allerdings die Besonderheit dieser aus den Beobachtungswerten am
Dispersionsspektrum des Triplex-Gasbrenners bei Schwellenintensität berechneten Kurve S
nur auf die Minimalintensität, nicht auf den Adaptationszustand des Auges bezog!): Beitr.
Psychol. u. Physiol. (Helmholtz-Festschrift) S. 311. Hamburg-Leipzig 1891 — Ges. Abh.
S. 173, 196 — Z. Psychol. u. Physiol. **4**, 241 (1892). — PFLÜGER, A.: Drudes Ann. d. Physik **9**,
185 (1902). — LAURENS, H. (gegenüber $560-555$ bei Tagessen): Amer. J. Physiol. **67**,
348 (1924). — KOHLEAUSCH, A.: Pflügers Arch. **209**, 214 (1923). — SLOAN, L. L. (unter
FERREE und RAND — unter gesonderter Variation von Lichtstärke, Adaptationszustand,
Netzhautregion, wobei allerdings nicht das Feld als solches rein indirekt betrachtet wird,
sondern bei Feldvergrößerung von $57'$ auf $4'49'$ einfach neben der Fovea noch eine para-
foveale Zone mit einbezogen wird, also nicht auf einem gleichmäßigem Felde, sondern auf
einem Feld mit starkem Gefälle-Kompromiß- oder Scheingleichungen hergestellt werden — vgl.
dazu auch unten S. 373, 398, 462, Anm. 2): Psychologic. Monogr. **38**, 1 (1928). — Vgl. dazu auch
J. H. PARSONS: Colour vision, 2. ed., p. 8. Cambridge 1924 (mit bezüglicher englischer Literatur).

Größenwerten. Nach der oben (S. 302) vertretenen Vorstellung, daß das Eigen-
grau auch bei Lichtreizung des Auges fortbesteht und nur entweder direkt ver-
weißlicht oder indirekt verschwärzt wird, bezeichnet die Weißvalenz eines
Lichtes nicht einfach den sog. Weißanteil und damit den Helligkeitswert der
ausgelösten Empfindung; fehlen doch daneben die endogene Weiß- und Schwarz-
komponente des zugrunde liegenden Eigengraus. Bei höheren Werten der Weiß-
valenz mag man ja schematisierend von diesen Nebengliedern absehen. Jeden-
falls kann man bei Mischung von zwei oder mehr homogenen Lichtern — unter
der ständigen Voraussetzung von Farblossehen und gleichbleibendem Dunkel-
adaptationszustand des Auges — eine einfache Addition ihrer Weißvalenzen
annehmen, da die Mischung an Helligkeit durchaus gleichkommt jener Intensität
des Vergleichslichtes, welche der Summe der einzelnen Äquivalenzstufen ent-
spricht. An farbloser Helligkeit Gleiches zu Gleichem addiert, gibt wieder ein
Gleiches (wenn $L' = Ae_1$ und $L'' = Ae_2$, so ist $L' + L'' = Ae_1 + Ae_2$): das
heißt nichts anderes, als daß die farblosen Gleichungen beim Dämmerungssehen
von der Lichtstärke an sich
unabhängig sind. Systemati-
sche Versuche, in denen von
der Schwellenstufe für kurze
Zeit bis zu solchen Lichtinten-
sitäten gegangen wurde, wie
sie auch beim Tagessehen in
Anwendung kamen, haben dies
dargetan (speziell TSCHER-
MAK¹ — vgl. S. 397, 443).

Hier sei auch bereits dar-
auf hingewiesen, daß die
Kurve der Dämmerungswerte
des Menschen (vgl. Abb. 127
und 129) eine weitgehende,
wenn auch nicht vollkommene
Übereinstimmung² zeigt mit
der Kurve der Absorption
(KÖTTGEN und ABELSDORF,

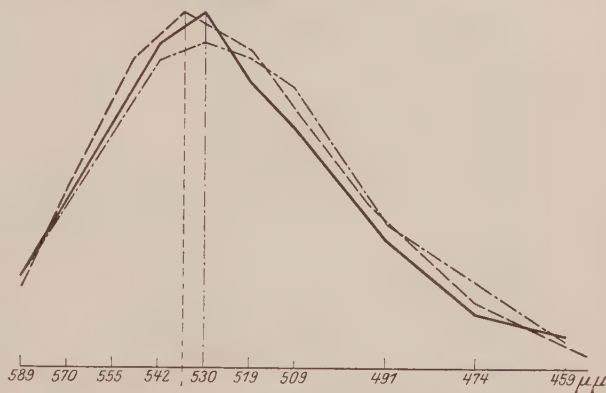


Abb. 129. Kurve der Dämmerungswerte (—) einerseits, der
Absorptionsgrößen (---) und der Bleichungswerte (-.-.-) des
Schnurpurs andererseits für das Dispersionsspektrum (1,3) der
Nernstlampe bzw. des Gaslichtes (2) — nach den Wertreihen von
TRENDLENBURG.)

TRENDLENBURG, HECHT und WILLIAMS) sowie mit der Kurve der Bleichung
des in den Außengliedern der Stäbchen nachgewiesenen Schnurpurs
(TRENDLENBURG³), wobei die Geschwindigkeit der Bleichung von der Kon-
zentration abhängig ist (HECHT). Um von der Art der Lichtquelle und der

¹ TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. **70**, 297 (1897).

² Einerseits bestehen für die Dämmerungswerte gewisse, wenn auch nicht große Unter-
schiede je nach Lichtquelle, Bestimmungsmethode und Individualität des Beobachters (vgl.
oben S. 330, 331); andererseits kommt für die Absorption des Schnurpurs die Tierart [unter an-
genäherter Übereinstimmung von Mensch, Kaninchen, Frosch mit Maximum um 500 im
Gegensatz zum Fisch mit Maximum um 540; vgl. W. KÜHNE: Arb. physiol. Inst. Heidelberg
1, 15 (1878); **2**, 69 (1879); **3**, 194 (1879); **4**, 280 (1880). — HAMBURGER, H. J.: Onderzoek.
Physiol. Labor. Utrecht **11**, 1 (1889). — GARTEN, S.: Graefae-Saemischs Handb. d. Augenheilk.,
2. Aufl., **3**, 12. Kap., Anhang (1907) — TRENDLENBURG, W.: Zitate in Anm. 3 — DITTLER, R.,
dieses Handb. **12**, 289 (1928)] und die Qualität des den Schnurpurs enthaltenden Mediums in
Betracht; so verschiebt nach der KUNDTSCHEN Regel Ansteigen von Dichte und Brechungs-
index die Kurve nach der langwelligen Seite des Spektrums (darauf bezieht S. HECHT [zitiert
in Anm. 3] den Unterschied des Maximums der Dämmerungsreihe mit 511 und des Gipfels
der Absorptionswerte mit 503).

³ KÖNIG, A.: Sitzgsber. Berl. Akad. **1894**, 577 — Ges. Abh. S. 338, 346 (1903). — KÖTTGEN,
E. u. G. ABELSDORFF: Z. Psychol. u. Physiol. **11**, 161 (1896) — Skand. Arch. Physiol. (Berl. u.
Lpz.) **18**, 163 (1906). — TRENDLENBURG, W. (gute Übereinstimmung der Dämmerungswerte des

Erzeugungsweise des Spektrums unabhängig und glatt vergleichbar zu werden, bedürfen diese empirisch festgestellten Kurven der Umrechnung auf ein Spektrum mit gleichmäßiger Energieverteilung: der Vergleich betrifft dann die „Empfindlichkeitskurve“ des dunkeladaptierten Auges und die rektifizierte Absorptions- bzw. Bleichungskurve. Bezüglich der Lage des Maximums in den einzelnen Kurven sei folgende Übersicht geboten:

Maximumlage	im Dispersions- spektrum	im Normal- spektrum	im Spektrum bei gleichmäßiger Energie- verteilung	Autor:
A. beim Dämme- rungssehen	536,2 (Gaslicht)	ca. 522	—	} SCHATERNIKOFF
	529,3 (Sonnenlicht)		—	
	544	ca. 533	—	NAGEL (sog. Grünblinder)
	(Gaslicht)			
	535	ca. 520	507	KÖNIG
	(Gaslicht)			
	—	—	515	BENDER, LUMMER
	535 (Gaslicht)			} TRENDELENBURG
	530 (Nernstlicht)			
	—	—	520 (!)	KOHLRAUSCH
B. Werte der vom Schnurpur absorbierten Energie	—	—	511	HECHT und WILLIAMS
	—	—	500	SLOAN
	—	—	500	KÖTTGEN u. ABELSDORFF
	535	ca. 520	507	TRENDELENBURG
	(Gaslicht)			
C. Bleichungswerte des Schnurpurs	530	—	503	HECHT und WILLIAMS
	(Nernstlicht)		—	TRENDELENBURG

Auf diese Übereinstimmung wird noch bei der Darstellung der Theorien des Farbensinnes ausführlicher Bezug genommen werden.

C. Das Farbigerscheinen einzelner Lichter.

1. Eigenschaften der Farbe und des Lichtes.

a) Farbenton und Wellenlänge.

Schon bei dunkeladaptiertem Auge bzw. beim Dämmerungssehen beginnen zahlreiche Lichter, speziell die Spektrallichter, oberhalb einer gewissen Intensi-

Menschen und der Schnurpurabsorptionswerte des Kaninchens für das Gaslichtspektrum, minder gute der Dämmerungswerte der Menschen und der Schnurpurbleichungswerte des Kaninchens für das Nernstlichtspektrum): Zbl. Physiol. **17**, 720 (1904) — Z. Psychol. u. Physiol. **37**, 1 (1904) — Erg. Physiol. **11**, 11, spez. 17ff. (1911). — Vgl. auch W. A. NAGEL u. H. PIPER: Z. Psychol. u. Physiol. **39**, 88 (1905). — LASAREFF, P.: Pflügers Arch. **154**, 459 (1913); **155**, 310 (1914); **196**, 177 (1922); **171**, 201 (1918); **213**, 356 (1926) — Ionentheorie der Reizung. Bern-Leipzig 1923 — Naturwiss. **12**, 1123 (1922); **13**, 659 (1923) (unter Aufrechterhalten einer ersten Annäherung an eine monomolekulare Reaktion) — J. Chim. physique **21**, 231 (1924) — Science (N. Y.) **59**, 369 (1924) — J. Psychol. u. Neur. **30**, 296 (1924); **32**, 232 (1926). — PÜTTER, A.: Pflügers Arch. **175**, 371 (1912). — HECHT, S. (unter Ableitung einer bimolekularen Reaktion für die Dunkeladaptation, spez. der Fovea): Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **6**, 112 (1920); J. gen. Physiol. **2**, 499 (1920); **3**, 10, 288 (1920/21); **4**, 113 (1921) (mit WILLIAMS) **5**, 1 (1922); **6**, 731 (1924) — Naturwiss. **13**, 66, 660 (1920).

tätsstufe farbig zu erscheinen — bei gut helladaptiertem Sehorgan, also beim Tagessehen, gilt dies von Anbeginn mit Überschreiten der Reizschwelle, während bestimmte andere Mischlichter dauernd farblos bleiben. Das Spektrum bietet dann eine *kontinuierliche Folge von Farbentönen*, welche mit bereits merklich gelblichem Rot beginnt, in welcher also am langwelligen Ende das Urrot (s. den S. 395 gemachten Vorbehalt) und am kurzwelligen Ende die Übergangstöne vom Violett zum Urrot, die *Purpurfarben*, vermißt werden (NEWTON, GOETHE¹, HELMHOLTZ, AUBERT, HERING² — vgl. Abb. 131). Der Beweis für die Gelblichkeit des Spektralrot ergibt sich einerseits schon durch die bloße Empfindungsanalyse, besonders wenn man eine abstufbare Mischung von Spektralrot und Blau oder Violett daneben darbietet, sodann durch das deutliche fortschreitende Gelbwerden bei Intensitätssteigerung des Lichtes (vgl. S. 347) sowie bei Übergang zu mehr und mehr indirekter Betrachtung (vgl. S. 351); zu demselben Ergebnis

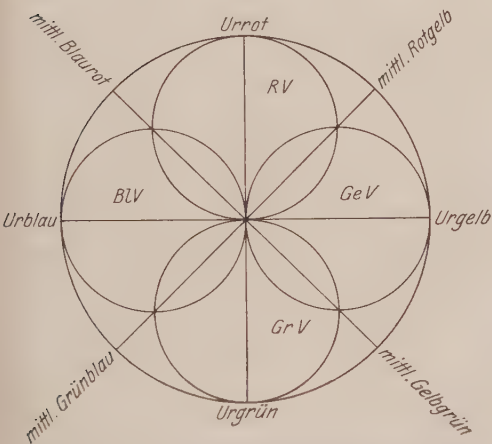


Abb. 130. Polare Darstellung der schematischen Valenzkurven in der vollständigen Farbentonfolge (Farbentonkreis) ohne Zugrundelegung des Wellenlängenmaßstabes.

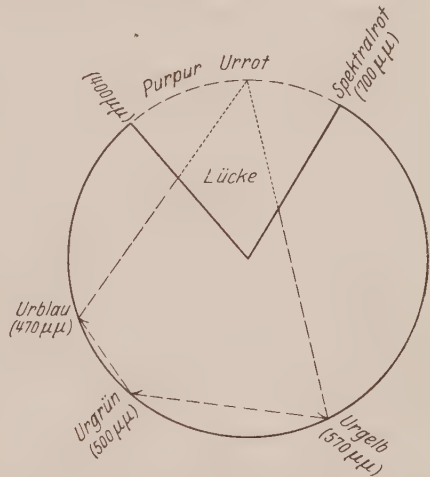


Abb. 131. Polare Darstellung der spektralen Farbentonfolge, und zwar im Normalspektrum bei Wellenlängenmaßstab im Winkelmaß.

führt das Blaugrünerscheinen eines sonst farblosen Lichtes von geeigneter Stärke neben Spektralrot im Simultankontrast, während abgestufte Beimengung urblauen Lichtes zur spektralroten Hälfte schließlich zu einer rein grünen Kontrastfärbung führt (GOLDYTSCH³ — unter Verwertung zur Messung der relativen Gelbvalenz von $L_{692} - L_{648}$). Ein Grund dafür, warum gerade homogene Strahlungen fehlen, welche den Eindruck Urrot und Purpur hervorrufen, warum also der empfindungsanalytisch geschlossene Farbentonkreis (vgl. Abb. 130 sowie Abb. 122, S. 312) für das Spektrum bzw. in der Valenzverteilung unter homogenen Lichtern nicht geschlossen ist (Abb. 131, 133, 135), läßt sich nicht anführen. Allerdings ergäbe sich bei Geschlossenheit die paradoxe Folge, daß eine bestimmte langwellige (infrarote) Strahlung und eine bestimmte kurzwellige (ultraviolette) Strahlung denselben urroten Eindruck machen müßten. Jedenfalls ist es wichtig

¹ GOETHE, W. v. (unter Bezeichnung von Spektralrot als gelblich): *Farbenlehre* I. Tübingen: Cotta 1910. — HELMHOLTZ, H. v. (allerdings unter Gleichsetzung des äußersten Spektralrot mit reinem Rot bzw. Zinnober): *Müllers Arch. Physiol.* **1852**, 481 — *Physiol. Optik*, 1. Aufl. S. 237; 3. Aufl. **2**, 54. — GRASSMANN, H.: *Pogg. Ann.* **89**, 70 (1853).

² HERING, E. (unter Betonung der Gelblichkeit selbst des äußersten Spektralrot): *Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III* **69**, § 42 (1874).

³ GOLDYTSCH, L. (unter L. ASHER): *Z. Biol.* **67**, 35 (1916).

zu betonen, daß im Spektrum nicht alle überhaupt *möglichen* Farbentöne vertreten sind [wohl aber im Regenbogen oder bei künstlicher Diffraction, wenn das langwellige Ende des einen bzw. n ten Spektrums vom kurzwelligen Ende des nächsten bzw. $(n + 1)$ ten Spektrums gerade noch etwas gedeckt wird], daß also die durchaus elementare Empfindung Urrot und die doppelfarbigen Purpurempfindungen nur durch gemischte, und zwar mindestens binäre Lichter hervorgerufen werden können. Dabei lassen diese Empfindungen oder „extraspektralen Farbentöne“ (G. E. MÜLLER) gegenüber den durch Spektrallichter hervorgerufenen, beispielsweise gegenüber der Strecke: Urgelb-Grüngelb oder Urblau-Violett nicht irgendwelche psychologische Besonderheit erkennen; sie sind eben nur durch die physikalische Komplexheit der erforderlichen Reizlichter, nur photogen, nicht empfindungsanalytisch besonders charakterisiert. Ebenso sind die urfarbig erscheinenden Spektrallichter in keiner Weise physikalisch ausgezeichnet vor den mischfarbig erscheinenden homogenen Strahlungen — was übrigens schon durch die Variabilität der betreffenden Spektralstellen (s. unten) ausgeschlossen erscheint. Andererseits können aber auch alle anderen Farbentöne nicht bloß durch physikalisch homogene Lichter, sondern auch durch physikalisch komplexe Strahlungen, und zwar sowohl durch binäre wie ternäre wie polymere Mischlichter, hervorgerufen werden, ohne daß unser Auge imstande wäre, den verschiedenen Ursprung zu unterscheiden — höchstens, physikalische Bildung vorausgesetzt, bei unsatten Eindrücken mit Recht oder Unrecht (Dämmerungssehen!) einen physikalischen Mischcharakter vermuten wird. So berechtigt die Unterscheidung homogener und komplexer, einfacher und gemischter Lichter vom *physikalischen* Standpunkte aus ist, so unberechtigt erscheint es, diese Sonderung auf *physiologisches* Gebiet auszudehnen und eine bezügliche Klassifikation in monochromatische und polychromatische Lichter bzw. in einfache und zusammengesetzte Farben vorzunehmen¹. Sind doch die homogenen Lichter ihrer physiologischen Wirkung nach entweder mono- oder dichromatisch, die komplexen keineswegs polychromatisch, sondern höchstens dichromatisch, zum Teil aber unstreitig monochromatisch, und zwar ebensogut monochromatisch wie gewisse homogene Lichter, wenn auch von geringerer Sättigung. Bei Klassifikation nach dem bloßen Farbenton kann man nur urfarbige und mischfarbige Lichter (im Sinne HERINGS) unterscheiden; jede dieser beiden Gruppen umfaßt sowohl homogene, als auch komplexe Strahlungen — nur die (für das neutralgestimmte Auge) urroten oder purpurnen Lichter sind immer gemischt, zum mindesten binär zusammengesetzt.

Während der geschlossene *Farbentonkreis* (vgl. Abb. 130) bzw. das Farbenviereck (vgl. Abb. 155) *vier urfarbige Kardinalpunkte und vier mischfarbige Zwischenstrecken* aufweist, beginnt nach dem oben Gesagten das *Spektrum* (vgl. Abb. 131) mit der rotgelben Zwischenstrecke und führt über Urgelb, gelbgrüne Zwischenstrecke, Urgrün, grünblaue Zwischenstrecke, Urblau bis in den Anfangsteil der blauroten Zwischenstrecke: das Spektrum weist sonach *drei urfarbige Kardinalpunkte* (HERING) oder *Umkehrpunkte* (G. E. MÜLLER) und *vier mischfarbige Zwischenstrecken* auf, von denen die rotblaue unvollständig ist. Es resultiert demnach eine Siebengliedrigkeit des Spektrums, welche allerdings von jener nach NEWTON (die nur eine gezwungene und unfruchtbare Analogie zur siebenstufigen Tonskala² war)

¹ Dies muß als der Kardinalfehler der klassischen Darstellung in der physiologischen Optik von H. v. HELMHOLTZ (1. Aufl. S. 225 ff.; 3. Aufl., 2, 52 ff.) bezeichnet werden. Siehe auch den Versuch, eine Verschiedenheit der Schwingungsform für homogenes und gemischtes Licht aufzustellen bei O. ZOTH: Über die Natur der Mischfarben auf Grund der Undulationshypothese. Braunschweig 1914.

² Vgl. dazu auch H. HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 1. Aufl. S. 236; 3. Aufl., 2, 63.

— nämlich Rot, Orange, Gelb, Grün, Blau (nach HELMHOLTZ Cyanblau), Indigo, Violett — wesentlich verschieden ist. Die langwellige wie die kurzwellige Endstrecke (bis 655 oder selbst darunter sowie unterhalb von etwa 430 $\mu\mu$) werden mehrfach, so speziell von KÖNIG, als farbertongleich bezeichnet — doch soll damit nur zugestanden werden, daß innerhalb jeder Endstrecke zwischen zwei Spektrallichtern durch bloße Intensitätsänderung Gleichungen zu erhalten sind¹, welche nur bei spezieller Veranlagung und Übung an Unterschiedsempfindlichkeit als mehr oder weniger unvollkommen erkannt werden. Unter geeigneten Bedingungen — so bei messender Bestimmung der Gelbvalenz nach der Kontrastmethode am Diffraktionsspektrum (GOLDYTSCH) — ergibt sich bereits eine fortschreitende Zunahme der Gelblichkeit von L_{692} zu $L_{686,5}$ und L_{681} sowie weiter bis L_{648} . Zwischen $L_{648,5}$ und L_{611} erfolgt bereits eine deutliche Abnahme der Unterschiedsschwelle, also eine Zunahme der Unterschiedsempfindlichkeit für den Farbenton von 13 $\mu\mu$ auf 3,2 $\mu\mu$ (F. EXNER). Je vollkommener die von Individualität und Übung abhängige Unterschiedsempfindlichkeit für Farbenton- und Sättigungsstufen ist, um so kürzer erweisen sich die Endstrecken. Jedenfalls können wir das Spektrum des Farbentüchtigen in vier Abschnitte zerlegen (etwa 700—570, 570—530 bzw. 500, 530 bzw. 500—470, 470—400) — eine für die Fassung der Lichtmischungsregeln wichtige Einteilung. Wir können aber auch drei Abteilungen unterscheiden, nämlich zwei rotwertige, zwischen denen in der spektralen Farbenfolge — besonders deutlich bei polarer Darstellung (vgl. oben Abb. 135) — eine charakteristische, dem Urrot und Purpur entsprechende Lücke bleibt, und eine grünwertige Mittelstrecke. Ebenso können wir von zwei Hälften sprechen, einer gelbwertigen oder warmen und einer blauwertigen oder kalten. Die früher erwähnte Einteilung allein gilt für einen Gelbblaublinden, die letztangeführte allein für einen Rotgrünblinden.

Das Gefälle der Farbentonfolge im Spektrum erscheint, verglichen mit dem Wellenlängenmaßstab (ebenso mit dem Dispersionsmaßstabe), sehr ungleichmäßig; die Veränderung erfolgt im Gelb und im Grün weit rascher als in den anderen Regionen. Die *Farbentonunterschiedsempfindlichkeit* des Farbentüchtigen² zeigt dementsprechend ein erstes Maximum im Gelb etwa um L_{580} entsprechend einem Wellenlängenunterschied von $\pm 0,88 \mu\mu$ (zwischen den beiden D -Linien 589,615 und 589,018, also bei $d = \pm 0,6$ bereits einen Unterschied — RAYLEIGH³), und ein zweites Maximum im Grün um 490, entsprechend einer Differenz von $\pm 0,72$ (UHTHOFF — vgl. Abb. 132); jenseits des letzteren nimmt die Unterschiedsempfindlichkeit zunächst ab bis etwa L_{464} , darüber hinaus jedoch wieder zu, so daß um L_{440} ein angedeutetes drittes Maximum —

¹ KÖNIG, A. [mit C. DIETERICI: Z. Psychol. u. Physiol. **4**, 241 (1892)], unterscheidet neben den Endstrecken $> 655 \mu\mu$ und $< 430 \mu\mu$ noch die Zwischenstrecken 651—630 $\mu\mu$ und 475—430 $\mu\mu$, innerhalb welcher nur zwei Lichter eine Gleichung mit je einem homogenen Licht ergeben. Vgl. ferner W. RAYLEIGH: Nature **84**, 204 (1910) — A. GULLSTRAND (kurzwellige Endstrecke bei 1° Feld und zentraler Fixation bei L_{450} , bei 2° Feld bei $L_{420} \mu\mu$ beginnend): Graefes Arch. **62**, 1, 378 (1906) — H. GOLDMANN (langwellige Strecke nicht unter 670 $\mu\mu$ herab, kurzwellige Strecke nicht über 428 $\mu\mu$ hinaufreichend): Pflügers Arch. **104**, 490, spez. 519 (1922). — Bezüglich der Energieschwelle in der Spektralzone L_{820} bis L_{920} vgl. oben S. 320.

² Über die Unterschiedsempfindlichkeit für Wellenlängen beim sog. Grünblinden (mit Überlegenheit gegenüber dem Farbentüchtigen unterhalb von 520, speziell in der Umgebung des neutralen Punktes) s. E. BRODHUN: Z. Psychol. u. Physiol. **3**, 29, spez. 97 (1892), beim sog. Rotblinden (mit allgemeiner Überlegenheit, speziell um $L_{509,6}$ herum) s. P. v. LIEBERMANN u. E. MARX: Z. Sinnesphysiol. **45**, 103 (1911). — ROSENCRANTZ, C.: Ebenda **58**, 5 (1926).

³ Über die Empfindlichkeit des Auges für Änderung der Wellenlänge im Gelb bzw. über die Lage und Ausdehnung der rein gelben Zone im Spektrum vgl. W. RAYLEIGH: Proc. roy. Soc. Lond. B **82**, 458 (1910); A **84**, 464 (1911) — Nature **85**, 421 (1910). — GÖTHLIN, G. F.: Upsala Läk.för. Forh. **27**, 255 (1922) — J. of Physiol. **57**, 181 (1923).

um 636—620 ein viertes, um 520 ein fünftes — angegeben wird (PEIRCE, KÖNIG und DIETERICI, F. EXNER, STEINDLER, JONES, LAURENS und HAMILTON¹). Näheres ergibt die Übersichtstabelle auf S. 339.

Die Verschiedenheit der Angaben ist einerseits auf die Individualität, andererseits auf Differenzen im Zustand bzw. in der farbigen Stimmung der Beobachter zu beziehen.

Gewiß liegt es nahe, die beiden Hauptmaxima der Farbentonunterschiedsempfindlichkeit auf die Stelle des primären (nicht irgendeines sekundären!) Urgelb und Urgrün zu beziehen. Doch bedarf es erst einer gesonderten Untersuchung, ob tatsächlich eine Übereinstimmung besteht, ähnlich wie sie sich für die Sättigungsdifferenzmaxima bei Herstellung von Binär-Homogleichungen hat nach-

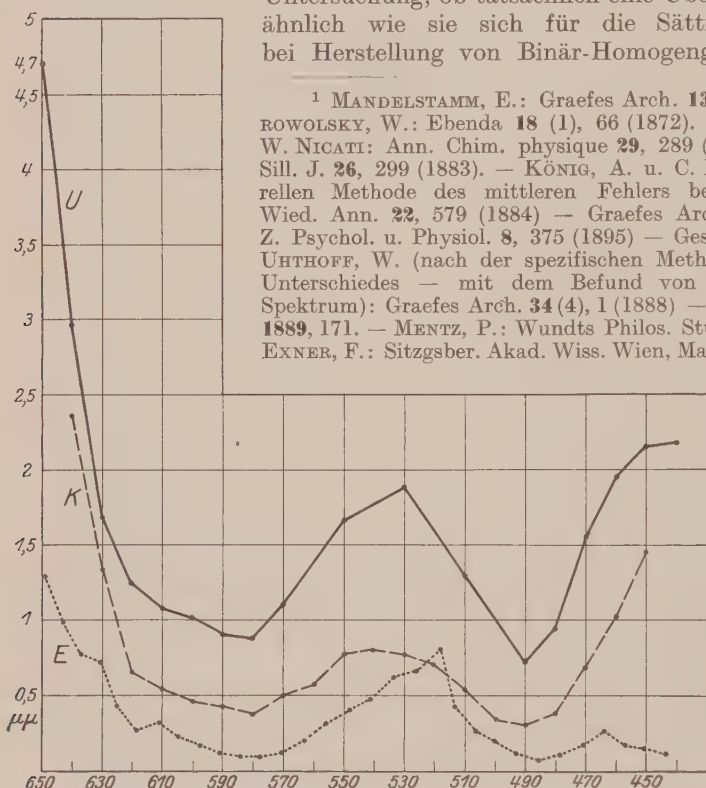


Abb. 132. Kurven der Unterschiedsempfindlichkeit für Farbentöne im Spektrum. — U Wertreihe von UHTHOFF, — — K Wertreihe von KÖNIG; E Wertreihe von F. EXNER (letztere auf $\frac{1}{10}$ reduziert).

¹ MANDELSTAMM, E.: Graefes Arch. **13** (2), 399 (1867). — DOBROWOLSKY, W.: Ebenda **18** (1), 66 (1872). — DE LEPINAY, MACÉ u. W. NICATI: Ann. Chim. physique **29**, 289 (1881). — PEIRCE, R. O.: Sill. J. **26**, 299 (1883). — KÖNIG, A. u. C. DIETERICI (nach der generellen Methode des mittleren Fehlers bei Gleichheitseinstellung): Wied. Ann. **22**, 579 (1884) — Graefes Arch. **30** (2), 158 (1884) — Z. Psychol. u. Physiol. **8**, 375 (1895) — Ges. Abh. S. 23, 105, 367. — UHTHOFF, W. (nach der spezifischen Methode des eben merklichen Unterschiedes — mit dem Befund von 165 Farbentonsstufen im Spektrum): Graefes Arch. **34** (4), 1 (1888) — Arch. (Anat. u.) Physiol. **1889**, 171. — MENTZ, P.: Wundts Philos. Stud. **13**, 481, 547 (1898). — EXNER, F.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa **111**, 857, spez. 876 (1902). — STEINDLER: Ebenda IIa **115**, 115 (1906) [rechnerisch ausgewertet bei NUTTING: J. Opt. Soc. Amer. **4**, 60 (1920)]. — RAYLEIGH, W.: 1910, 1911. Zitiert Ann. 3 auf S. 337. — LIEBERMANN, P. v. u. E. MARX (für Normale wie Protanopen): Z. Sinnesphysiol. **45**, 103 (1911). — WATSON, W.: Proc. roy. Soc. Lond. B **84**, 118 (1912). — NEELIN: Trans. roy. Soc. Canada **7**, 221 (1913). — JONES, L. A. (mit dem Befund von 128 Tonstufen): J. Opt. Soc. Amer. **1**, 63 (1917). — COB-

LENTZ u. EMERSON, Sci. Pap. U. S. Bur. of Stand. Nr 303 (1917). — PRIEST: J. Opt. Soc. Amer. **4**, 338, 902 (1920). — ALLEN, FRANK: Amer. J. physiol. Opt. **4**, April (1920). — LAURENS, H. u. H. F. HAMILTON (mit dem Befund von 161 bzw. 207 unterscheidbaren Stufen zwischen 700 und 400 μ): Amer. J. Physiol. **65**, 547 (1923). — ROSENCRANTZ, C.: Z. Sinnesphysiol. **58**, 5 (1926). — ENGELKING, E. (an anomalen Trichromaten): Klin. Mbl. Augenheilk. **77**, Beil. 4, 61 (1926). — ROAF, H. E. (auch an Farbenschwachen): Quart. J. exper. Physiol. **16**, 379 (1926). — Vgl. auch F. ALLEN: Philosophie. Mag. **38**, 5 (1913). — WEWE, H.: Arch. néerl. Physiol. **4**, 243 (1920). — HAUPT, A.: J. of exper. Psychol. **5**, 347 (1922). Hingegen muß die von F. W. EDGRIDGE-GREEN [Proc. roy. Soc. Lond. B **82**, 458 (1910); **84** B, 116 (1911)] speziell gegenüber W. RAYLEIGH vertretene These, daß normale Farbentüchtige überhaupt nur etwa 18 Abschnitte von einheitlicher („monochromatischer“) Farbe im Spektrum unterscheiden, als durchaus unzutreffend bezeichnet werden. Betr. Erhöhung der Farbentonunterschiedsschwelle bei anomalen Trichromaten s. A. GUTTMANN: Z. Sinnesphysiol. **42**, 24 (1908); **43**, 146, 199, 255 (1909). — ENGELKING, E.: Klin. Mbl. Augenheilk. **77**, H. 3, 61 (1926).

weisen lassen (vgl. unten S. 402); dabei müßte natürlich Neutralstimmung hergehalten werden, also der Vergleich mit den primär urfarbigen Stellen desselben Beobachters vorgenommen werden. — Nebenbei sei bemerkt, daß das Aufsuchen der empfindungsgemäß ausgezeichneten drei Kardinalpunkte im Spektrum bei hinlänglicher Übung — obwohl ohne Simultanvergleich — doch mit einer erstaunlich geringen Schwankungsbreite geschieht; es mögen bei der Empfindungsanalyse bereits Unterschiede eine Rolle spielen, welche bei der Einstellung auf Gleich oder Ungleich noch unmerklich bleiben. So ergaben sich — allerdings als Schwankungsbreite der Einstellungen verschiedener Tage! — beispielsweise folgende Werte: für Urgelb 570 ± 2 bzw. $569,4 \pm 3$, Urgrün 529 ± 3 bzw. $523,2 \pm 3$, Urblau $474,1 \pm 2$ (Werte bei höherer Sekundärlage nach GOLDMANN¹).

	Ia. Max.	(Ia. Min.)	I. Max.	(I. Min.)	II. Max.	(II. Min.)	III. Max.
KÖNIG und DIETERICI	—		590 (K) 570 (D)	(540)	490	(450)	440
UHTHOFF	—		580	(530)	490		—
F. EXNER			580,7	(518)	486	(464)	444
STEINDLER	636	(624)	585	(535)	497	(454)	435
JONES	637	(624)	585	(538)	494	(464)	443
LAURENS und HAMILTON	620		580	520	490		440
ROSENCRANTZ			580 (Normaler)	(525)	490		
			580 610 (zwei Protanomale)	(530) (565)	480 500		
ENGELKING	—		575 (Protanomale)		495 (P. u. D.A.)		—
	—		610 (Deuter- anomale)				—
ROAF	—		580		490		—

Es ist schier überflüssig zu betonen, daß die *Lage der drei Kardinalpunkte im Spektrum* nach Wellenlänge ganz unabhängig ist von der Art des Spektrums nach Lichtquelle und Erzeugungsweise (ob durch Dispersion oder Diffraction) bzw. von der Energieverteilung, während sich die Helligkeitsverteilung — ebenso die Ordinatenhöhe der Valenzkurven (s. später) — in Abhängigkeit von diesen Faktoren ändert. Die Lage der Kardinalpunkte erweist sich eben nicht von irgendwelchen Eigentümlichkeiten — speziell von der Wellenlänge — der Lichter an sich bestimmt, sondern von der spezifischen Empfänglichkeit des Sehorgans, welches zudem nach Individuum und Zustand variiert.

Wir gelangen somit zur *Aufstellung einer charakteristischen Kurvenschar für die Verteilung der farbigen Reizwerte oder Valenzen* nach HERING², welche den einzelnen Lichtern in einer vollständigen Farbentonfolge (vgl. Abb. 134) oder im Spektrum einer bestimmten Lichtquelle mit bestimmter Energieverteilung zu-

¹ GOLDMANN, H. (unter A. TSCHERMAK): Pflügers Arch. **194**, 490 (1922).

² Vgl. dessen Erörterungen für den Valenzbegriff in G.-Z. S. 281ff., sowie A. TSCHERMAK: H.-D.-A. spez. S. 720.

stärke wächst. Eine einfache Eichung der einzelnen Strahlungen eines Spektrums durch Gleichsetzung mit einem Gemisch von drei (bzw. je zwei) Grundlichtern vermag höchstens indirekt — unter einigermaßen problematischer Umrechnung — zu diesem Ziele zu führen (vgl. unten S. 417). Direkt vermag dies nur eine gesonderte Bestimmung der Rot- oder Grün-, Gelb- oder Blauvalenz eines Lichtes (ohne Miteinbeziehung der Weißvalenz) durch eine kompensative Zumischung entweder eines gegenfarbigen Lichtes (HERING) oder gegenfarbiger Kontrasterregung (ASHER). Auf dem letzteren Wege (mittels Blaukontrast) wurde, wie bereits erwähnt, die Verteilung der Gelbvalenzen im langwelligen Anteile des Spektrums ermittelt (GOLDYTSCH¹). Nach dem ersten Verfahren wurden die Rotvalenzen auf Grund der Gleichung: Prüflicht + jeweiliges Urgrün = Urgelb + Urblau durch Intensitätsgrade des variierten Lichtes (aus dem rotgelben oder aus dem rotblauen Spektralbezirk) charakterisiert, wobei schließlich beide Hälften entweder gelblich oder bläulich, und zwar in gleichem Sättigungsgrad erschienen. Zur Ermittlung der Grünvalenzen diente die Gleichung: Prüflicht + Spektralrot (z. B. 675) = Urgelb + Urblau, für die Gelb- bzw. Blauvalenzen die Gleichung: Prüflicht + Urblau (bzw. Urgelb) = urrotes Filtermischlicht + Urgrün (BRÜCKNER²). Da Tageslicht von nach Tag und Stunde wechselnder Zusammensetzung und Helladaptation durch Tageslicht mit wechselnder farbiger Verstimmung verwendet wurde, sind die Wertreihen nicht einwandfrei; auch das unmittelbare Ergebnis, daß die Gipfel der Farbvalenzkurven nicht — wie in den obigen Schemata für die primären Kardinalpunkte zunächst willkürlich angenommen — mit den sekundären Kardinalpunkten zusammenfallen³, bedürfte erst der Sicherung mit konstanter Lichtquelle und neutralgestimmtem Auge, also bei Primärlage der Kardinalpunkte, zumal da die relative Niedrigkeit der Grünvalenzkurve gegenüber der Rotvalenzkurve auf Bestehen einer Tageslichtverstimmung im Sinne von Rotadaptation hinweist. — In ähnlicher Weise war bereits eine Ermittlung der Verteilung der Gelb- und Blauvalenzen im Spektrum für einen sog. Grünblinden unternommen worden, und zwar durch Herstellung von zwei Reihen farbloser Gleichungen zwischen dem Neu-

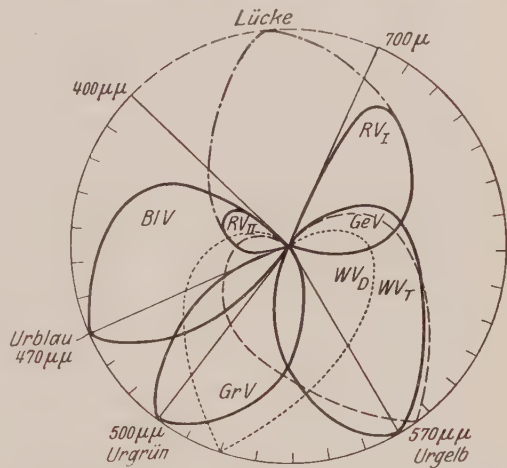


Abb. 135. Schema der farbigen Valenzkurven — und zugleich der Weißvalenzkurve für Tagessehen (WV_D) und für Dämmerungssehen (WV_T) bei Reduktion auf gleiche Gipfelhöhe — eines Spektrums in polarer Darstellung bei Wellenlängenmaßstab im Winkelmaß.

¹ GOLDYTSCH (unter L. ASHER): Z. Biol. **67**, 35 (1916).

² BRÜCKNER, A. (unter E. HERING): Z. Sinnesphysiol. **58**, 322 (1927).

³ Die Abweichungen lauten nach BRÜCKNER bei parafovealer Beobachtung (zitiert Anm. 2):

		im Interferenzspektrum (Mittelwert)	
1. Rotgipfel	615		
2. Rotgipfel	450,5		
Gelbgipfel	572	gegenüber (sekundärem) Urgelb	578
Grüngipfel	522,5	„ „	Urgelb 497,6
Blaugipfel	462	„ „	Urblau 470,75

Nochmals sei betont, daß es keineswegs ausgeschlossen ist, daß auch für die primären Kardinalpunkte eine Abweichung gegenüber den Valenzmaxima besteht.

trallichte (etwa $L_{499,5}$) einerseits, und je einem Binärgemische ($L_{631} + L_{499,5}$ bis 443 und L_{550} bis $499,5 + L_{443}$) andererseits, wobei stets von der Gleichung $L_{499,5} = L_{631} + L_{443}$ ausgegangen und die Intensität des Neutrallichtes unverändert gelassen wurde (E. TH. v. BRÜCKE und INOUE¹).

Endlich sei noch erwähnt, daß Aussicht besteht zu einer weiteren Annäherung an die tatsächliche Kurvenform zu gelangen (vgl. unten S. 449), und zwar auf Grund des Ausmaßes der Verschiebung der Kardinalpunkte durch farbige Verstimmung, welche eine Feststellung von Gleichheit auch disparatfarbiger Valenzen gestattet — ebenso wie die Kompensation zu Farblosigkeit eine Feststellung von Gleichheit an gegenfarbigen Valenzen erlaubt.

b) Farbenton und Zustand des Auges.

Der urfarbige oder eintönige Charakter ist, wie gesagt, nicht etwa bestimmten Spektralstellen oder bestimmten Mischlichtern allgemein und dauernd eigentümlich bzw. einfach durch deren Wellenlänge oder Zusammensetzung festgelegt, sondern auch abhängig von physiologischen Faktoren, nämlich — wie später gesondert auszuführen sein wird (S. 356) — von der Individualität des Beobachters, aber auch vom jeweiligen Zustand und von der benutzten Netzhautstelle seines Auges. Nur unter der jedesmal auf ihre Realisierung zu prüfenden Voraussetzung eines ganz bestimmten Typus und einer bestimmten Individualität des Auges sowie eines und desselben Zustandes und derselben benutzten Netzhautstelle erscheinen die Urfarben ganz bestimmten Wellenlängen zugeordnet. Die individuelle Lage der Kardinalpunkte ist bei konstanten Außenbedingungen bzw. bei unverstimmtem Auge sehr konstant und charakteristisch (vgl. oben). Sie scheint keinen endogenen Schwankungen zu unterliegen. Sie erweist sich ferner als unabhängig von der Intensität der charakteristischen Lichter sowie von der Dauer ihrer Einwirkung, also der sog. Ermüdung (vgl. unten S. 441 ff.).

Der Einfluß des Zustandes des Sehorgans auf die Lage der Kardinalpunkte im Farbentonkreis äußert sich einerseits in der Weise, daß Einwirkung farbigen Lichtes eine sog. *farbige Verstimmung* hervorruft, wobei jede Urfarbe selbst den gleichnamigen Kardinalpunkt sowie seinen gegenfarbigen Antipoden unverändert läßt, hingegen die beiden anderen, disparatfarbigen Kardinalpunkte zu sich hin verschiebt, während Mischfarben alle vier Kardinalpunkte verrücken (Näheres s. unter farbiger Verstimmung S. 448).

Schon der Aufenthalt im gewöhnlichen Tageslichte, also die gewöhnliche Form der Helladaptation an dieses führt im allgemeinen (von besonderen Ausnahmefällen abgesehen²), und zwar relativ rasch zu einer farbigen Verstimmung, für welche freie farbige Valenzen des Tageslichtes maßgebend sind, ohne daß uns dabei ein farbiger Charakter der Beleuchtung zu Bewußtsein kommen müßte. Diese farbige *Tageslichtverstimmung* verrät sich aber in einer Lageänderung der Kardinalpunkte³, verglichen mit der Neutralstimmung, welche letztere schon nach ganz kurzem Lichtabschluß (nach bereits 2,5–5 Minuten)

¹ BRÜCKE, E. TH. v. u. N. INOUE (bei Helladaptation und konsekutiver wechselnder chromatischer Tageslichtverstimmung untersucht): Pflügers Arch. **141**, 573 (1911).

² Vgl. G. SCHUBERT (unter A. TSCHERMAK): Pflügers Arch. **220**, 82 (1928).

³ Ebenso in einer Abweichung von Kompensations-, Simultankontrast- und Nachbildfarbe von der strikten Gegenfarbe (vgl. S. 474, 486) sowie durch Eintreten einer Farbentonänderung der sekundär urfarbigen Lichter bei Intensitätsänderung oder bei länger dauernder Betrachtung oder bei Übergang vom direkten in das indirekte Sehen. Vgl. E. HERING: Pflügers Arch. **43**, 1, spez. 2, Anm. (1888). — HESS, C.: Graefes Arch. **35** (4), 1 (1889); **36** (1), 1 (1890). — TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. **82**, 559 (1899); **117**, 486 (1907) — H.-D.-A. S. 700 — Erg. Physiol. **2** (2), 726, spez. 763 (1904). — GOLDMANN, H.: Pflügers Arch. **210**, 70 (1925). — SCHUBERT, G.: Ebenda **220**, 82 (1928).

immer wieder erreicht wird. Nur bei dieser zeigen die Kardinalpunkte die konstante Primärlage für jedes Individuum; daher sind alle Vergleiche auf Neutralstimmung als Ausgangslage zu beziehen. Hingegen kann die Tageslichtverstimmung des Auges und damit die Sekundärlage der Kardinalpunkte nicht bloß dem Grade, sondern auch dem Sinne nach wechseln; sie hat in der Regel den Charakter von Roteinwirkung¹, jedoch das eine Mal mit gleichzeitiger Gelblichkeit, das andere Mal mit gleichzeitiger Bläulichkeit. Ersteres gilt speziell bei Mittagsbeleuchtung und an hellen Tagen, letzteres bei Morgenbeleuchtung und an trüben Tagen, ohne daß jedoch jedesmal eine sichere Voraussage möglich wäre. Doch ist auch ein angenäherter Neutralcharakter des Tageslichtes möglich². Als Ursache für die verstimmende Wirkung kommen einerseits exogene, andererseits endogene, d. h. im Auge selbst gelegene Faktoren in Betracht, also teils eine primäre Färbung des Tageslichtes, teils eine sekundäre Verfärbung desselben im Auge selbst. In ersterer Hinsicht sei auf den hochgradigen Wechsel in der physikalischen Zusammensetzung des Tageslichtes nach geographischer Lage, Sonnenhöhe, Beschaffenheit der Atmosphäre hingewiesen, welcher in der starken Variation der spektralen Energieverteilung zum Ausdruck kommt (vgl. oben S. 328). Durch den Einfluß trüber Medien³ bzw. durch Beugung und Polarisierung werden die kurzwelligen Strahlungen begünstigt, so daß das Tageslicht bei trübem Wetter und des Morgens objektiv mehr bläulichen, bei hellem Sonnenschein mehr gelblichen Charakter besitzt.

Auf der anderen Seite erfolgt im Auge selbst eine sekundäre Verfärbung einfallenden gemischten Lichtes, speziell des Tageslichtes, durch elektive Absorption wie Reflexion des pupillar wie extrapupillar bzw. diascleral einfallenden Lichtes. So erfährt das Tageslicht eine ungleichmäßige Schwächung in den optischen Medien, speziell in der grün- bis braungelben Linse⁴, im gelben Maculapigment der zentralen Netzhautregion⁵, in den bluterfüllten retinalen

¹ Zuerst erkannt von E. v. BRÜCKE: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. II **51**, 471 (1865); III **84**, 425 (1881). — FORLIN leitet eine Rotgelbverstimmung bzw. Grünblauaddition bei tageslichtadaptiertem Auge ab [C. r. Soc. Biol. **62**, 27 (1907) — Ann. d'Ocul. **137**, 403 (1907) — vgl. dazu GUÉBARD: Ann. d'Ocul. **137**, 406 (1907)]. — Andererseits fanden allerdings R. DITTLER u. Y. SATAKE [Z. Psychol. u. Physiol. **48**, 240 (1914)] für sich unter den gewählten Bedingungen bei Verwendung der HERINGSchen Sukzessivkontrastmethode eine Grünlichgelbverstimmung durch Tageslicht.

² TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. **117**, 486 (1907). — SCHUBERT, G.: Ebenda **220**, 82 (1928).

³ RAYLEIGH, W.: Philosophic. Mag. **41**, 107 (1871). — Vgl. PERNTNER-EXNER: Meteorol. Optik, 2. Aufl., S. 619ff. Wien-Leipzig 1922.

⁴ Über Linsenfärbung vgl. E. HERING: Lotos, N. F. **6**, 142, spez. 186 (1885), auch sep. — G.-Z. S. 259. — HESS, C. (Zunahme der Absorption des blauen Lichtes sowie der Fluoreszenz im Alter): Arch. Augenheilk. **61**, 1 (1908); **64**, 3 (1909); (Xanthometer) Methodik spez. S. 242. — SYM, W. G.: Edinburgh med. J., N. s. **4**, 520 (1910).

⁵ Die früher von A. GULLSTRAND [Ber. dtsch. ophthalm. Ges. **1902**, 153 — Graefes Arch. **62**, 1, 378 (1906); **66**, 141 (1907) — Klin. Mbl. Augenheilk. **60**, 289 (1918)] im Anschluß an SCHWEIGGER bestrittene vitale Existenz der macularen Gelbfärbung bzw. eines Maculapigments [Absorptionsmessung von M. SACHS: Pflügers Arch. **50**, 574 (1891); **52**, 79 (1892) — Graefes Arch. **39** (3), 108 (1893) — Z. Psychol. u. Physiol. **23**, 388 (1900)] erscheint nunmehr zweifellos sichergestellt, und zwar im Anschluß an CH. LITTRUP-ANDERSEN durch CHEVALLEREAU u. POLLAK: Ann. d'Ocul. **138**, 241 (1907). — DIMMER, C.: Graefes Arch. **65**, 486 (1906). — HOEVE, J. VAN DER: Ebenda **80**, 132 (1911). — VOGT, A.: Ebenda **65**, 493 (1907); **84**, 41, 293 (1913); **90**, 195 (1916) — Klin. Mbl. Augenheilk. **58**, 399 (1917); **60**, 449 (1918) — Die ophthalm. Untersuchungsmethoden **3**. Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilk. 3. Aufl. 1928. — AFFOLTER, A. (Gelberscheinen auch im roten Lichte): Graefes Arch. **94**, 1 (1917). — KOEPPE, L.: Münch. med. Wschr. **65**, 1175 (1921). — HOLM, E.: Graefes Arch. **108**, 1 (1922). — HOFE, C. vom: Ber. Physiol. **32**, 692 (1925). — COMBERG, W.: Klin. Mbl. Augenheilk. **79**, 479 (1927). — Vgl. auch die funktionellen Ableitungen bei C. C. MAXWELL: Philosophic. Trans. **150**, 57 (1860). — FREY, M. v.

Gefäßen, evtl. auch in dem in den Stäbchenaußengliedern angehäuften Sehporpur. Zudem mengt sich gelbrotes zerstreutes Licht, besonders diasclerales Seitenlicht und vom Augenhintergrund reflektiertes Licht bei, dessen Charakter durch das die Sclera und Chorioidea durchfließende Blut bestimmt wird¹. Durch all diese Umstände würde auch bei völliger Farblosigkeit oder Tonfreiheit des Tageslichtes ein nicht völlig neutrales, sondern mehr oder weniger farbiges Terminallicht an der lichtempfindlichen Schicht resultieren. Allerdings ist — bei nicht allzu starker Beleuchtung — die bedeutsamere Quelle der farbigen Tageslichtverstimmung in der Atmosphäre, also außerhalb des Auges, nicht innerhalb desselben gelegen.

An sich ist, wie gleich hier betont sei, Helladaptation und chromatische Verstimmung bzw. Sekundärlage der Kardinalpunkte nicht notwendig verbunden. Es läßt sich, wie später noch zu erörtern sein wird, durch eine geeignete Lampe² und ein passendes Lichtfilter eine „chromatisch neutrale“ Beleuchtung herstellen, welche wenigstens angenähert — also bei Vernachlässigung der schwachen Farbwirkung der durchsichtigen optischen Medien und bei eventueller Abblendung des im allgemeinen nur bei höheren Lichtstärken ins Gewicht fallenden diascleralen Seitenlichtes durch eine stenopäische Lücke, noch besser durch ein entsprechendes Kontaktglas — reine farblose Helladaptation ohne gleichzeitige farbigte Verstimmung, also ohne Verschiebung der Kardinalpunkte aus der Primärlage bewirkt (vgl. unten S. 451, 456, 460). In praxi, d. h. bei Verwendung von unfiltriertem Tageslicht und gleichzeitiger seitlicher Durchleuchtung des Auges ist allerdings, wie dargelegt, eine kombinierte Wirkung im allgemeinen unvermeidlich. Umgekehrt ist wiederum die durch Lichtabschluß erreichte Neutralstimmung mit gleichzeitiger Dunkeladaptation verknüpft, d. h. mit allgemeiner Steigerung der Weißerregbarkeit für alle Lichter und dadurch mit einer Minderung der Sättigung aller farbigen Eindrücke sowie der Unterschiedsempfindlichkeit für Farbenton- und für Sättigungsdifferenzen verglichener Lichter. An sich gehören aber natürlich Neutralstimmung oder Primärlage und ein gewisser mäßiger Grad von Dunkeladaptation nicht zusammen; nur in praxi muß man letztere ebenso

	Urgelb	Urgrün	Urblau
1. Primär- oder Neutrallage: unverstimmt . .	568 ± 1,0	504,5 ± 0,5	468 ± 1,2
2. Höhere Sekundärlage: gelb-rot verstimmt durch Mittagslicht			
a) Extremwerte	570 ± 2	529 ± 3	474
(Reihenmittel)	($d = +2$)	($d = +24,5$)	($d = +6$)
b) mittlere Werte	571	510	etwa 474
(Einzelbeob.)	($d = +3$)	($d = +5,5$)	($d = +6$)
3. Tiefere Sekundärlage: blaurot verstimmt durch Morgenlicht			
(Einzelbeob.)	577	501	etwa 467
	($d = +9$)	($d = -3,5$)	($d = -1$)

u. J. v. KRIES: Arch. (Anat. u.) Physiol. **1881**, 336. — HERING, E.: Lotos, N. F. **6**, 142, spez. 161 (1885), auch sep. Pflügers Arch. **54**, 281 (1893). — BREUER, J.: Z. Psychol. u. Physiol. **13**, 464 (1897) — Abh. z. Physiol. d. Sinnesorg. von J. v. KRIES **1897**, H. 1, 189. — KOHLRAUSCH, A.: Ber. Physiol. **22**, 495 (1923). Tab. Biol. **1**, 307 (1925). — KRAVCOV, S. W.: Pflügers Arch. **210**, 781 (1925). — S. unten S. 364.

¹ Entgegen dem Herbeiziehen des Pigmentepithels seitens E. MARX [Ann. d'Ocul. **159**, 705 (1922); **160**, 646 (1923) — Arch. néerl. Physiol. **8**, 161 (1923)] ist die Rotfärbung des Augenhintergrundes mit Sicherheit auf Blutfarbstoff zurückzuführen. Vgl. R. H. KAHN (spektroskopisch): Pflügers Arch. **195**, 361 (1922). — KOPY, F. E.: Ann. d'Ocul. **160**, 638 (1923). — MARQUEZ, M.: Ebenda **161**, 603 (1924).

² Die Verwendung künstlicher Lichtquellen hat, selbst wenn sie neben Helladaptation eine farbige Verstimmung erzeugen, den Vorzug, daß der Grad und Sinn der letzteren konstant liegt.

mit in Kauf nehmen wie die farbige Verstimmung bei gewöhnlicher Helladaptation an das Tageslicht, welche letztere andererseits den Vorteil höherer Sättigung der farbigen Eindrücke und besserer Unterschiedsempfindlichkeit mit sich bringt. — Über das Ausmaß der Verschiebung der Kardinalpunkte bei Tageslichtverstimmung gegenüber der Neutralstimmung oder Primärlage geben vorstehende Daten (nach GOLDMANN) Auskunft.

Ein Hereinrücken des Urrot in das langwellige Ende des sichtbaren Spektrums könnte für einzelne Individuen bei Neutralstimmung vorkommen, sicher aber erfolgt sie bei exzessiver Gelbverstimmung.

An Bestimmungen der spektralen Kardinalpunkte bei Primärlage wie in Sekundärlagen seien überhaupt folgende angeführt¹:

Beobachter	Urgelb	Urgrün	Urbau	Charakter der Lage bzw. Stimmung des Auges
DONDERS ² (Fall SULZER, vgl. unten S. 360) Empfindungsanalyse	R.A. (rel. gelblichtsichtig) 587 L.A. (rel. blaulichtsichtig) 577	538 532	485 485	Sekundärlage bzw. Tageslichtverstimmung
HESS ³ a) regionalinvariante Punkte nach der Methode des Überganges zur indirekten Betrachtung	574,5 ± 2 (578—580 bei	495 ± 1,5 Tageslichtverstimmung)	471 ± 1 (477—475)	Primärlage bzw. Neutralstimmung durch 1/4 bis 1/2 Stunde Lichtabschluß
b) Empfindungsanalyse VOESTE ⁴ ermüdungsinvariante Punkte nach der Methode der Farbentkonstanz bei länger dauernder Einwirkung	577 560	500—497 496 (500—490)	477—475 465 (470—450)	ebenso beiläufige Primärlage, doch ohne spezielle Rücksichtnahme auf chromatische Stimmung
DREHER ⁵ a) Empfindungsanalyse	572 bei Feldgröße	509,4	477,4	Primärlage durch Lichtabschluß
1. zentral	1,5° 573,8 μμ 4,25° 567,7 μμ 575	—	—	Sekundärlage durch Helladaptation an Tageslicht
2. extramacular (14° nasal)	563 569,5	503,8 —	468,1 —	Primärlage Sekundärlage
b) intensitätsinvariante Punkte nach der Methode der Farbentkonstanz bei Intensitätsänderung				
1. auf 1 1/2° Feld (zentral)	573,8 ± 3,0 567,5	488,9 ± 3,0 481,4	464,6 ± 1,4 461,0	Primärlage Primärlage
2. auf 4 1/4° Feld				
c) regionalinvariante Punkte	568	483	461	Primärlage

¹ Vgl. auch die älteren Angaben von F. C. DONDERS (Lage des Urgelb): Arch. (Anat. u.) Physiol. 1884, 533. — HERING, E. (typenmäßig verschiedene Lage des Urgrün): Lotos 6, 142, spez. 163 (1885), auch sep.

² DONDERS, F. C.: Arch. (Anat. u.) Physiol. 1884, 518, spez. 529.

³ HESS, C.: Graefes Arch. 35 (4), 1 (1889); s. auch 36 (1), 1 (1890).

⁴ VOESTE, H.: Z. Psychol. u. Physiol. 18, 257 (1902).

⁵ DREHER, E.: Z. Sinnesphysiol. 46, 1, spez. 49 u. 68 (1911).

Beobachter	Urgelb	Urgrün	Urblau	Charakter der Lage bzw. Stimmung des Auges
F. EXNER ¹ intensitätsinvariante Punkte nach der Me- thode der Farbenton- konstanz bei Intensitäts- minderung bzw. nach dem BEZOLD-BRÜCKE- schen Phänomen	577 (583—572)	508 (500—518)	475 (466—481)	beiläufige Primärlage, doch ohne spezielle Rücksichtnahme auf chromatische Stimmung (Schwankungsextreme von 4 Beobachtern)
RÉVÉSZ ² intensitätsinvariante Punkte nach der Me- thode der Farbenton- konstanz bei Intensitäts- steigerung	582	500	480	Wohl Sekundärlage (Fehlen von Rücksicht- nahme auf chromatische Stimmung)
L. v. KRIES u. SCHOT- TELIUS ³ Empfindungsanalyse	574,4	503	—	beiläufige Primärlage
WESTPHAL ⁴ Empfindungsanalyse, verschiedene Beobach- ter, speziell Beob. M.	583,8—578,3	508,2—505,2	482—478,4	im allgemeinen Sekun- därlage bei Tageslicht- verstimmung
GOLDYTSCH ⁵	—	—	467	wohl beiläufige Primär- lage
BAIRD ⁶ regionalinvariante Punkte nach der Me- thode des Überganges zu indirekter Betrach- tung	570	490	460	beiläufige Primärlage
GOLDMANN ⁷ A. 1. mittels Empfin- dungsanalyse Reihe I Reihe II 2. mittels der Me- thode der Sätti- gungsdifferenz- maxima 3. mittels indirekter Betrachtung B. mittels Empfindungs- analyse	570 ± 2 569,4 570,8 567 568 ± 1,0	529 ± 3 523,2 530,2 522 504,5 ± 0,5	474 474,1 471,7 466 468 ± 1,2	Sekundärlage bzw. Tageslichtver- stimmung Primär-oder Neutrallage bzw. Neutralstimmung durch Lichtabschluß

¹ EXNER, F. (mit der tatsächlich unzutreffenden, auf Grund der Dreikomponenten-
theorie aufgestellten Vermutung eines vierten intensitätsinvarianten Punktes zwischen L_{500}
und L_{490} bei L_{494} ; über die Gleichsetzung der experimentell bestimmten drei Punkte mit
den Schnittpunkten der theoretisch angenommenen Elementarempfindungskurven vgl.
Kap. Theorie des Farbensehens): Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. IIa
111, 857 (1902).

² RÉVÉSZ, G.: Z. Sinnesphysiol. **41**, 1 (1907).

³ KRIES, L. v. u. E. SCHOTTELIUS: Z. Sinnesphysiol. **42**, 1, 92 (1908).

⁴ WESTPHAL, H.: Z. Sinnesphysiol. **44**, 182 (1910).

⁵ GOLDYTSCH, L.: Z. Biol. **67**, 35 (1916).

⁶ BAIRD: The colour sensitivity of the peripheral retina. Washington 1905.

⁷ GOLDMANN, H. (unter A. TSCHERMAK): Pflügers Arch. **194**, 490 (1922); **210**, 70 (1925).

Beobachter		Urgelb	Urgrün	Urblau	Charakter der Lage bzw. Stimmung des Auges
BRÜCKNER ¹					
mittels Empfindungsanalyse		578	497,6	470,75	Sekundärlage bzw. Tageslichtverstimmung
SCHUBERT ²	(S)	575 ± 2,5	503 ± 0,5	468 ± 3,0	Primär- oder Neutral-lage,
mittels Empfindungsanalyse	(H)	573 ± 0,5	497 ± 2,0	465 ± 2,5	
	(S)	583 ± 2,4	509 ± 1,0	469 ± 3,2	Sekundärlage I bei klarem Wetter (Gelbrot-verstimmung)
	(H)	579 ± 1,0	502 ± 2,0	463 ± 2,2	Sekundärlage II bei trübem Wetter (Blaurot-verstimmung)
	(S)	584 ± 3,4	500 ± 1,5 (bis 496,5)	466 ± 3,4	
	(H)	578 ± 1,2	492 ± 1,5	464 ± 2,6	

Bezüglich des Einflusses der bei der Beobachtung benutzten Netzhautstelle (Feldgröße, Exzentrizität), ebenso bezüglich des kontrasterregenden Einflusses einer andersartigen Mitreizung benachbarter Netzhautstellen sei auf später verwiesen.

Die rein empfindungsanalytische Ermittlung der jeweils urfarbigen Spektrallichter erfolgt, speziell bei Neutralstimmung, also für die Primärlage — persönliche Eignung und hinlängliche Übung des Beobachters vorausgesetzt — mit weitgehender subjektiver Bestimmtheit und hoher „Richtigkeit“ bzw. Genauigkeit³, und zwar am besten unter Sukzessivvergleich, nicht unter Simultanbeobachtung, auf kleinem (etwa 2,5° messenden) zentral fixiertem ungehäftetem Felde (vgl. S. 339). Die wiederholt geäußerte Meinung, daß solche Bestimmungen große Schwankungen ergeben, ist für dasselbe Individuum und für dieselbe Zustandslage (Neutralstimmung) durchaus unzutreffend. Die urfarbigen Lichter erweisen sich deutlich vor allen anderen ausgezeichnet; keineswegs sind alle Strahlungen subjektiv gleichwertig und werden gewisse Lichter willkürlich als „urfarbig“ herausgegriffen und gedächtnismäßig festgehalten (vgl. oben S. 303).

Als Charakteristica urfarbiger Lichter seien kurz zusammenfassend folgende angeführt:

- | | | |
|------------------------------|---|--|
| Nur bei un-verstimmtem Auge! | { | 1. empfindungsanalytische Einfarbigkeit ihrer Eindrücke, |
| | | 2. Fehlen einer Farbentonänderung bei Intensitätsänderung, |
| | | 3. Fehlen einer Farbentonänderung beim Übergang ins indirekte Sehen — innerhalb des extramacularen Gebietes, |
| | | 4. Fehlen einer Farbentonänderung, also bloße Änderung von Sättigung und Nuance bei länger dauernder Betrachtung bzw. farbiger Verstimmung sowie in einer und derselben Phase des Nachbildverlaufes, |
| | | 5. paarweise Zusammengehörigkeit an Kompensation, an Simultan-contrast, an Sukzessivcontrast oder Nachreaktion, |
| | | 6. Zusammenfallen mit den Sättigungsdifferenzmaxima. |

b) Farbenton, Sättigung, Nuance und Lichtstärke.

Für das nicht farbig verstimmte Auge besteht unterhalb einer den Zustand rapid verändernden Intensitätsstufe kein Einfluß der Lichtstärke an sich auf

¹ BRÜCKNER, A.: Z. Sinnesphysiol. **58**, 322, spez. 331 (1927).

² SCHUBERT, G. (unter A. TSCHERMAK): Pflügers Arch. **220**, 82 (1928).

³ Bei geringer Zahl von Einzelbeobachtungen, gemessen durch die Schwankungsbreite, bei größerer durch das weit bessere Genauigkeitsmaß des mittleren Fehlers, der sog. Streuung

oder Standardabweichung μ oder $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum y x^2}{n}}$, wobei y die Zahl der Beobachtungen pro

Klassenspielraum, x die Abweichung vom Mittelwerte, n die Gesamtzahl der Beobachtungen bedeutet. Vgl. dazu u. a. A. TSCHERMAK: Biol. Zbl. **41**, 304 (1921).

den Ton urfarbiger Lichter¹. Primär urfarbige Lichter gewinnen nämlich — Konstanz des Sehorgans vorausgesetzt! — bei wachsender Stärke unter Gleichbleiben des Farbtones zunächst an Sättigung bis zu einem gewissen Optimum, jenseits desselben verlieren sie wieder, um schließlich sogar farblos zu erscheinen: speziell gilt dies von urgrünem (z. B. L_{517} für HERING), aber auch von urblauem und urgelbem Licht. Der Empfindungseffekt zeigt dabei zunächst relativ dunkle, dann immer hellere Nuancen; die Gesamthelligkeit wächst dabei, allerdings nicht einfach parallel mit der Lichtstärke (vgl. später).

Im Gegensatz zum Verhalten urfarbiger Lichter (und zwar nur bei Neutralstimmung!) zeigen mischfarbige Lichter bei Wachsen der Intensität keine Konstanz des Farbtones, sondern relativ höhere Gelblichkeit bzw. Bläulichkeit (BEZOLD-BRÜCKESches Phänomen²). Dementsprechend treten an einem Spektrum von steigender Intensität zunächst Rot, Grün, Violett in den Vordergrund und breiten sich Gelb und Blau erst weiterhin aus. Ein zunächst rotgelbes Licht kann durch sehr starke Intensitätssteigerung zum Erscheinen als unsattes, aber reines Gelb, ein gelbgrünes Licht ebenfalls dazu, ja bis zu Weiß gebracht werden. Umgekehrt erscheint ein bei höherer Intensität kaum rötlichblaues Licht, wie es beispielsweise die meisten blauen Blumen (wie Gentianen, noch mehr Glockenblumen) liefern, bei herabgesetzter Stärke, so beim Verengern der Lidspalte, deutlich violett³. Mit der Wellenlänge eines mischfarbigen Lichtes ist also — auch bei Konstanz von Individuum, Zustand und Netzhautstelle! — nicht ein ganz bestimmter Farbenton gegeben, sondern — allerdings in Koppelung mit bestimmten Stufen von Sättigung und Nuance bei wechselnder Intensität — eine Reihe von Farbentönen, welche von der Mischfarbe bei niedriger Lichtstärke bis zum Urgelb oder Urblau bei hoher Lichtstärke gelegen sind, also im Extremfalle fast 90° im Farbenkreis einnehmen. Auf hohen Intensitätsstufen zeigt sonach der Farbenkreis nur mehr zwei Farbentöne, nämlich Urgelb und Urblau in schwacher Sättigung und heller Nuance. — Daß die Individualität und der jeweilige Zustand des Sehorgans, d. h. seine nach Sinn und Grad wechselnde farbige Verstimmung für den Eindruck mischfarbiger Lichter ebenso bedeutsam sind wie für jeden urfarbigen, ja daß sonach ein in einem Falle urfarbiges Licht im anderen Falle mischfarbig erscheinen kann und umgekehrt, ist ohne weiteres verständlich.

Die *Farbschwelle*, welche charakterisiert ist durch die Menge farbigen Lichtes, die einem neutralen Grau zwecks ebenmerklicher Anfärbung zugesetzt werden muß, erweist sich vor allem abhängig von der Grauqualität des Prüffeldes. Diese ist hinwiederum auf dem Wege des Simultankontrastes abhängig von dem Ausmaße der Belichtung der Umgebung sowie von der jeweiligen Zustandslage des Auges. Ein Optimum der Farbschwellenempfindlichkeit bzw. das Minimum der Farbschwelle ergibt sich für ein bestimmtes Grau des Prüffeldes

¹ Anders ist dies bezüglich des Einflusses, welchen die Intensität auf den Farbenton sekundär (d. h. für das chromatisch verstimnte Auge) urfarbig erscheinender Lichter besitzt. Vgl. E. DREHER: Z. Sinnesphysiol. **46**, 1 (1912). — GOLDMANN, H.: Pflügers Arch. **210**, 70 (1925).

² BEZOLD, W. v.: Pogg. Ann. **150**, 71, 221 (1873). — BRÜCKE, E. v.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **77**, 39 (1878). — Vgl. auch H. HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 2. Aufl., S. 285. — HERING, E.: Lotos **1** (1881). — DREHER, E.: zitiert in Anm. 1. — EXNER, F.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa **111**, 857 (1902). — RÉVÉSZ, G.: Z. Sinnesphysiol. **41**, 1 (1907). — JANICKI, L. u. E. LAU: Ebenda **57**, 288 (1926).

³ Vgl. dazu die Beobachtung von H. AUBERT [S. 137 (1865), S. 528 (1876)] und E. v. BRÜCKE [Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **51**, 471 (1865)], daß eine blaue Kreiseleiche bei Zumischung von Weiß einen rötlichblauen Eindruck macht.

(„*kritisches Grau*“ nach RÉVÉSZ¹) bzw. bei Doppelfeldanordnung (Lochmethode) dann, wenn Infeld und Umfeld beiläufig gleiche Helligkeit aufweisen. Genauer formuliert, lautet die Bedingung dahin, daß die farblose Erregung im Prüffelde den geringsten Wert aufweise, also das geringste Gewicht besitze. Dies ist dann der Fall, wenn weder ihre Weißlichkeit durch Isolation, noch ihre Schwärzlichkeit durch Kontrast gesteigert erscheint² — bzw. wenn die Schwarzinduktion seitens der Weißvalenz des Umfeldes gerade die Weißvalenz des Infeldes kompensiert, also das Eigengrau daselbst an Helligkeit nicht verändert wird. (Vgl. das unten S. 485 über das Optimum des farbigen Kontrastes Ausgeführte.)

Für die Mercklichkeitsgrenze gegenüber Beimengung der einzelnen Spektrallichter zu einem farblosen Lichte ist ebenso wie für die Mercklichkeitsgrenze gegenüber Beimengung farblosen Lichtes zu den einzelnen Spektrallichtern eine spektrale Verteilung zu erwarten, welche angenähert der spektralen Verteilung der Helligkeit entspricht (vgl. S. 369). — Einer Beimengung von Weiß (speziell in größerer Menge) wird von der einen Seite (RÉVÉSZ, KATONA³) ein schwächender, antichromatischer Einfluß auf die Wirksamkeit farbiger Lichtreize zuerkannt, indem für zwei subjektiv gleichhell erscheinende Prüflichter eine verschiedene Farbschwelle gilt, wenn sie objektiv verschieden viel Weiß enthalten und damit wohl eine verschiedene Weißvalenz besitzen; von anderer Seite wurde hingegen ein Herabdrücken des spezifischen Schwellenwertes durch Zumischung einer geringen Menge weißen Lichtes angegeben (BOSWELL⁴). — Neben den oben behandelten Faktoren wird noch der „Struktur“ (bzw. der Figurenauffassung) des Beobachtungsfeldes ein gewisser Einfluß auf die Farbschwelle zugeschrieben, welcher mit dem Einfluß wachsender Helligkeit des Prüffeldes interferiert⁵. — Die Sonderung von spezifischer oder Farbschwelle und absoluter Schwelle im dunkeladaptierten Zustande wurde bereits oben im Abschnitt über Dämmerungsehen (S. 324) erwähnt: das Verhalten der Farbschwelle bei Dunkeladaptation wird noch unten (S. 446) behandelt werden.

Bezüglich der *Unterschiedsempfindlichkeit für Sättigungsstufen und Nuancen* sei nachdrücklich daran erinnert, daß im allgemeinen bei intendierter Veränderung der Sättigung auch die Nuance mehr oder weniger mitverändert wird, ebenso wie Intensitätsvariation mischfarbiger Lichter nicht bloß Sättigung und Nuance, sondern auch den Farbenton beeinflusst (vgl. S. 348). Auch wurde bereits (S. 307) angeführt, daß eine Messung, ja selbst eine scharfe Charakterisierung von Sättigung und Nuance — etwa durch die Menge „beigemengten weißen Lichtes“ bzw. durch das Sektorenverhältnis von Weiß und Schwarz bei Kreiselmischung — nicht durchführbar ist. Immerhin ist das empirische Ergebnis interessant, daß bei Abstufung von Pigmentpapieren auf dem Kreisel Gelb und Orange einer Verhüllung durch Weiß oder Schwarz am längsten widerstehen, auch wenn gleichzeitig keine Helligkeitsdifferenz gegenüber dem Grunde besteht (AUBERT⁶). In analoger Weise erfordert im Spektrum das Gelb zwischen den Linien *D* und *E* den stärksten Weißzusatz, um merklich verändert zu werden, einen etwas

¹ RÉVÉSZ, G. (mit der Angabe einer Unabhängigkeit der Helligkeit der Farbenschwellen von der Farbenqualität): Z. Sinnesphysiol. **41**, 1, 117 (1907); **43**, 345 (1909). — ANGLIER, B. P.: Ebenda **41**, 343 (1907). — HERMANN, J. (über die Schwächung der Wirkung farbiger Lichtreize durch Weißbelichtung des Grundes bzw. durch Schwarzinduktion): Ebenda **47**, 97 (1913). — KATONA, G.: Ebenda **53**, 145 (1927). — MÜLLER, G. E.: Z. Psychol. **92**, 305 (1925). — VAN DER HORST, J. D.: Inaug.-Dissert. Amsterdam 1925.

² STUMPF, C.: Abh. Berl. Akad. Wiss., Phil.-hist. Kl. **1917**, Nr 8.

³ RÉVÉSZ, G.: Z. Sinnesphysiol. **41**, 102 (1907). — KATONA, G.: Ebenda **53**, 145 (1921).

⁴ BOSWELL, F. P.: Z. Sinnesphysiol. **41**, 364 (1907).

⁵ GELB, A. u. R. GRANIT: Z. Psychol. **93**, 83 (1923). — ACKERMANN, A.: Psychol. Forschg **5**, 44 (1924). — Vgl. damit das S. 355 Anm. 7, S. 362 Anm. 5, S. 457, 482 Angeführte.

⁶ AUBERT, H.: S. 136ff. (1865); S. 531 (1876).

geringeren Rot, noch weniger die grüne oder gar die blaue Region. Man erhält dabei eine Charakterisierungskurve (VIERORDT¹), welche der durch heterochromatische Photometrie gewonnenen Charakterisierungskurve für die Helligkeitsverteilung im Spektrum (vgl. S. 369) sehr ähnlich ist. — Bei Kreiselversuchen hat sich ferner nachstehende Reihenfolge für Mercklichkeit einer Änderung der Nuance durch Weißbeimengung ergeben: Blau > Rot > Orange; dabei ist eine Farbe um so empfindlicher für Nuancenänderung, je satter sie ist (AUBERT²). Als Folge farbiger Vermischung (von 30–45 Sekunden Dauer) wird eine Steigerung der Unterschiedsempfindlichkeit für gekoppelte Sättigungsstufen und Nuancen derselben Farbe — erreicht durch Variation des Verhältnisses von Farb- und Weißsektor auf dem Kreisel — bei gleichzeitiger Minderung der Schwellenempfindlichkeit für dieselbe Farbe, umgekehrt Minderung der U.E. bei Steigerung der S.E. für die Gegenfarbe angegeben (GELLHORN³). — Die Unterschiedsempfindlichkeit für Sättigungsstufen zeigt individuelle, vielleicht typenmäßige Unterschiede.

Eine Untersuchung auf Unterschiedsempfindlichkeit für Intensitätsstufen farbiger, speziell homogener Lichter (vgl. unten S. 392) betrifft demnach schon bei urfarbigen Lichtern nicht bloß Differenzen an Helligkeit bzw. Nuance, sondern auch solche an Sättigung, bei mischfarbigen Lichtern daneben noch Differenzen an Farbenton. Auch ist die Zustandslage von maßgebendem Einfluß. Es darf daher nicht wundernehmen, daß die bezüglichen Befunde recht verschieden lauten⁴.

Das früher betreffs Farbenton, Sättigung, Nuance und Lichtstärke Bemerkte gilt ebenso für physikalisch einfache oder homogene, wie für komplexe oder gemischte Lichter. Nur ist bei Verwendung eines Spektrallichtes auf einer bestimmten Intensitätsstufe ein höheres Optimum an Sättigung zu erreichen als bei Verwendung eines Mischlichtes. Durch bloße Intensitätsvariation ist daher zwischen zwei solchen Lichtern trotz Übereinstimmung im Farbenton keineswegs allgemein auch volle Gleichheit an Sättigung und Nuance zu erzielen (vgl. unten S. 400). Überhaupt sind durch bloße Änderung der Intensität eines Lichtes, gleichgültig, ob es homogen oder komplex ist — abgesehen von der Koppelung von Farbenton und Intensität bei mischfarbigen Lichtern —, keineswegs alle überhaupt möglichen Sättigungsstufen und Nuancen produzierbar, vielmehr nur eine beschränkte Anzahl von Bindungen bestimmter Sättigungsstufen und Nuancen. Zur völlig freien Variabilität der Sättigung bedarf es der Zugabe eines farblosen Mischlichtes von beliebig abstufbarer Intensität. Dabei sind alle farblosen Lichter völlig gleichwertig, gleichgültig, welche physikalische Zusammensetzung sie besitzen — während dies nicht zutrifft, was Abhängigkeit des Helligkeitswertes vom Adaptationszustande anbelangt (vgl. S. 333, 442). An die Gleichwertigkeit von Intensitätsabstufung und rhythmischer Unterbrechung des Lichteinfalles (beispielsweise durch einen Episkotister) sei hier nur kurz erinnert (vgl. S. 435).

¹ VIERORDT, K.: Pogg. Ann. **137**, 200 (1869) — Anwendung des Spektralapparates. Tübingen 1871.

² AUBERT, H.: S. 146 (1865). — GEISSLER: Amer. J. Psychol. **24**, 171 (1913).

³ GELLHORN, E. u. G. FABIAN: Pflügers Arch. **214**, 274 (1926). — Vgl. auch E. MARX u. H. J. FLIERINGA (Weißbeimengung zu den beiden Endstrecken des Spektrums am leichtesten merklich): Arch. néerl. Physiol. **6**, 304 (1922).

⁴ SIEBECK, R.: Z. Sinnesphysiol. **41**, 89 (1907). — BOSWELL, F. P.: Ebenda **42**, 310 (1908). — NUTTING, C. G.: Bull. Bur. of Stand. **4**, 59 (1907); **5**, 285 (1908); **9** (1913). — JONES, L. A.: Trans. Ill. Eng. Soc. (U. S. A.) **9**, 687 (1914). — GOTTLIEB, M.: Anz. Akad. Wiss. **54**, 290 (1921). — HAUPT, J. A.: J. of exper. Psychol. **5**, 347 (1922). — ABELSDORFF, G., W. DIETER u. A. KOHLRAUSCH; Pflügers Arch. **196**, 118 (1922). — KOHLRAUSCH, A.: Arch. néerl. Physiol. **7**, 200, 210, 216 (1923). — MARX, E. u. M. J. FLIERINGA: Ebenda **6**, 304 (1922). — LAURENS, H. u. W. F. HAMILTON: Amer. J. Physiol. **65**, 542, 569 (1923). — Weitere Zitate bei H. PARSONS: Colour vision, 2. ed. p. 52 (1924).

Bei Abstufung von Sättigung und Nuance durch Beigabe von Schwarzpapier auf dem Farbenkreisel ist zu berücksichtigen, daß dieses nicht einfach als lichtlos, sondern als nicht unbeträchtliche Lichtmengen reflektierend anzusetzen ist (vgl. S. 438 Anm. 3, S. 491 Anm. 5).

c) Farbenton und Netzhautregion.

Anhang: Farbenfeldschwelle und Farbenzeitschwelle.

Ein Einfluß der zur Beobachtung benutzten Netzhautstelle (Feldgröße, Exzentrizität) ergibt sich einerseits insofern, als die urfarbigen Punkte zentral bzw. intramacular und extramacular nicht genau übereinstimmen. Im Hellauge könnte diese Abweichung auf bloße Verschiedenheit an farbiger Stimmung durch regionale Wirkung des Maculapigmentes bezogen werden, im neutralgestimmten Dunkelauge jedoch nur auf lokale Verschiedenheiten des Photoreceptors selbst, und zwar im Sinne von Gelblichtsichtigkeit der Macularegion (vgl. S. 364). Bei gemischten Lichtern, z. B. einem Urrotgemisch, kommt überdies die ungleichmäßige Schwächung der einzelnen Komponenten durch das Maculapigment¹ (vgl. oben S. 343) in Betracht. So ist in optischen Gleichungen intramacular gegenüber der extramacularen oder parazentralen Region ein charakteristischer Mehrbedarf an kurzwelligem Licht (von L_{525} angefangen) festzustellen (HERING, BREUER²). Infolgedessen werden optische Gleichungen sowohl für das Hellauge wie für das Dunkelauge bei Vergrößerung des zentral fixierten Feldes über den Maculabezirk hinaus oder beim Übergang von direkter zu indirekter Betrachtung unrichtig (HERING).

Andererseits ist die Farbenempfindlichkeit selbst noch regional ungleichmäßig verschieden, indem die stetige Abnahme vom Zentrum³ nach der Netzhautperipherie für Rot und Grün erheblich steiler erfolgt als für Gelb und Blau (vgl. Abb. 136 mit Bezeichnung der endogenen Grenzen des Gesichtsfeldes). ohne daß allerdings dabei eine *absolut* (d. h. bei beliebiger Sättigung und Feldgröße) rotgrünblinde bzw. rein gelbblausehende und eine *absolut* totalfarbenblinde Zone resultieren würde: die *Farbenblindheit*⁴ im indirekten Sehen und am Netz-

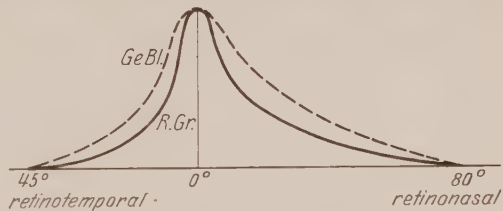


Abb. 136. Schema der Abnahme der Farbenempfindlichkeit (Rotgrünkurve ausgezogen, Gelbblaukurve gestrichelt) im indirekten Sehen, und zwar im horizontalen Meridian.

¹ Die Absorptionswirkung desselben am Lebenden hat sich durch Helligkeitsvergleich eines macularen und eines extramacularen Feldes exakt bestimmen lassen, wobei sich im wesentlichen Übereinstimmung mit den Bestimmungen am Leichenaugen (M. SACHS) ergab (vgl. oben S. 343 Anm. 5).

² HERING, E.: Graefes Arch. **35** (4), 63 (1889). — BREUER, J. (unter J. v. KRIES): Z. Psychol. u. Physiol. **13**, 464 (1897). — KRIES, J. v.: Zusatz zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 341 (1911).

³ Nach Angabe von A. CHARPENTIER [Arch. d'Ophthalm. **4**, 298 (1884)] und G. F. GÖTHLIN [Sv. Vet. Akad. Hdl. **58**, 1, spez. 79] liegt das Maximum der Farbenempfindlichkeit für Blau nicht in der Mitte, sondern gleich außerhalb der Fovea. Ein gleiches hat CHARPENTIER für Rot angegeben, dem jedoch E. FICK [Pflügers Arch. **43**, 484 (1888)] und GÖTHLIN widersprechen.

⁴ Vgl. speziell CL. MAXWELL: Philosophic. Trans. **150**, 57 (1860). — AUBERT, H.: S. 116ff. (1865); S. 539 (1876). — FREY, M. v. u. J. v. KRIES: Arch. (Anat. u.) Physiol. **1881**, 336. — HERING, E.: Lotos, N. F. **6**, 1 (1885) — Graefes Arch. **35** (4), 63 (1889). — GUILLERY, H.: Z. Psychol. u. Physiol. **12**, 267 (1896). — ABNEY, W. DE W.: Philosophic. Trans. **190**, 155 (1897). — KRIES, J. v.: Z. Psychol. u. Physiol. **15**, 253 (1897). — WEYDE, A. J. VAN DER (Einfluß der Lichtstärke): Talme-Festschrift, Harlem 1901, spez. 205. — HUMMELSHAIM (betr. Feldgröße): Klin. Mbl. Augenheilk. **42** (2), 372 (1902). — HELMHOLTZ H.: Physiol.

hautsaum um den Sehnervenaustritt¹ (vgl. S. 497) ist demnach nur eine *relative*. Der Abfall erfolgt noch meridianweise verschieden, nämlich für beide Farbenspaare retinotemporalwärts am raschesten, retinonasalwärts am langsamsten. Infolge der rascheren Abnahme der Rotgrün- gegenüber der Gelbblauempfindlichkeit gewinnen mischfarbige Lichter beim Übergang zu indirekter Betrachtung mehr und mehr an relativer Gelblichkeit oder relativer Bläulichkeit bei gleichzeitigem Verlust an Farbigkeit oder Sättigung überhaupt² — ähnlich wie dies für das Verhalten bei wachsender Lichtstärke gilt. Auch hier wird im Extremfall ein Sektor von fast 90° im Farbenkreise durchlaufen. Mit der Wellenlänge und der Intensität eines mischfarbigen Lichtes ist sonach bei bloßer Variabilität der Netzhautregion durchaus kein bestimmter Farbenton gegeben, während urfarbige Lichter bei regionaler Variation im unverstimmten Auge den Farbenton bewahren. Nach diesem Kriterium der Ton-Invarianz ist sogar eine Ermittlung der drei Kardinalpunkte im Spektrum möglich (HESS, BAIRD, DREHER; vgl. oben S. 345). Bei stark indirekter Betrachtung erscheinen schließlich Felder von beschränkter Ausdehnung geradezu farblos, und zwar in einem als „Peripheriewert“ bezeichneten Helligkeitswerte (s. unten S. 381).

Die empirischen „Grenzen“ des Farbigerscheinens von Prüfobjekten im indirekten Sehen werden unter Fesselung des Blickes mittels eines Fixationszeichens (bei geringer Schärfe empfiehlt sich Ringform) entweder auf einem ebenen, zweckmäßig schwarzen Gesichtsfelde — systematisch verwendet von BJERRUM³ (vgl. Abb. 137) —, also unter fortschreitender Verkleinerung der Bildfläche (sog. Tangentenfehler) und Minderung der Bildschärfe, oder auf einem kugeligen Gesichtsfelde bzw. längs eines drehbaren Kreisbogens (*Perimeterprinzip* nach AUBERT) aufgesucht. Die dabei erhaltenen Werte entbehren jedoch jeglicher Allgemeingültigkeit⁴, erweisen sich vielmehr in hohem Grade abhängig von den gewählten Prüfobjekten und Beobachtungsbedingungen, und zwar von der Wellenlänge und Intensität bzw. vom Farbenton, von der Sättigung, der Nuance bzw. der für den betreffenden Adaptationszustand geltenden Weißvalenz des Prüflichtes wie des

Optik, 3. Aufl., 2, 140. — HESS, C.: Graefes Arch. 35 (4), 1 (1889) — Pflügers Arch. 179, 50, spez. 56 (1920) — Methodik spez. S. 245ff. — Arch. Augenheilk. 84, 1 (1919); 85, 1 (1919); 86, 317 (1920). — LANDOLT, F. (bereits mit Betonung des relativen Charakters): Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilkde, 1. Aufl., 3, 70; 2. Aufl., 4, 548 (1904) — EDRIDGE-GREEN, F. W. (Abhängigkeit von Intensität und Feldgröße speziell bezüglich Rot): J. of Physiol. 45, 70 (1912). — BAIRD: The colour sensitivity of the peripheral retina. Washington 1905 — Psychologic. Rev. 21, 70 (1914). — FERREE, C. E. u. G. RAND: Trans. amer. ophthalm. Soc. 18, 244 (1920) — Amer. J. Ophthalm. 3, 772 (1920); 7, 843 (1924); 8, 620 (1925); 10, 399 (1927). — BUSH, A. D. u. R. S. MAC GRADIE (betr. Einfluß von Farbenkontrast): Amer. J. Physiol. 68, 103 (1924) — Amer. J. physiol. Opt. 5, 409 (1924). — Den m. E. unzutreffenden Versuch einer psychologischen Erklärung der relativen Farbenblindheit der Netzhautperipherie hat B. HERWIG unternommen [Z. Psychol. 87, 129 (1921)]; demgegenüber sei u. a. angeführt, daß auch bei rückläufiger Lichtreizung des Netzhautrandes mittels farbiger Durchleuchtung der Sclera ein farbloser Eindruck zu erzielen ist [R. STIGLER: Pflügers Arch. 130, 270 (1910)]. Betr. Methodik s. die zusammenfassende Darstellung von H. KÖLLNER (mit Nachträgen von E. ENGELKING): Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilkde, 2. Aufl., 3 (1925) bzw. Die ophthalm. Untersuchungsmethoden 3, Berlin 1925.

¹ Nach JOHANSSON, PREVEDI, OVIO, POLIMANTI, HAYCRAFT, EBEBECKE, DE VINCENTIIS, zit. bei A. TSCHERMAK: Erg. Physiol. 24, 330 (1925).

² Für spektrale Lichter zuerst nachdrücklich betont von E. HERING: Lotos 6, 1, spez. 43 (1885).

³ BJERRUM: X. internat. Med. Kongreß, Berlin 1890.

⁴ In analoger Weise erscheinen auch die Gesichtsfeldgrenzen bei Hemianopsie (POPPELS-REUTER, W.: Die psychischen Schädigungen durch Kopfschuß, 1, 29. Leipzig 1917) und bei parazentralem Skotom (HOFMANN, F. B.: Raumsinn des Auges. Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilk. 2. Aufl., 1. Tl., 13. Kap., auch sep. S. 100, Berlin 1920) einigermaßen relativ, und zwar abhängig von der Größe des Testobjektes, wobei die Stärke der Mitreizung der Umgebung durch Lichtaberration eine wesentliche Rolle spielen dürfte.

Grundes¹ bzw. vom Kontrast zwischen beiden und der Gesamthelligkeit, ferner von der Feldgröße und der Präsentationszeit, vom jeweiligen Zustand des Auges bezüglich Hell-Dunkeladaptation bzw. Vorbeanspruchung, farbiger Stimmung und von der mit wachsender Exzentrizität rascher eintretenden Lokaladaptation¹. Angesichts dieser hochgradigen Abhängigkeit von den jeweiligen Beobachtungsumständen, speziell von den Beleuchtungsverhältnissen (auch vom Zustande der verwendeten Prüfobjekte!), sei davor gewarnt, die üblichen Grenzwerte als allgemein und dauernd gültig zu betrachten und von einer rotgrünblinden und einer totalfarbenblinden Netzhautregion zu sprechen; vielmehr sei dringend empfohlen, bei der perimetrischen Untersuchung klinischer Fälle jedesmal abwechselnd auch eine als normal betrachtete Person zum Vergleiche unter den eben gegebenen Bedingungen heranzuziehen! Infolge der Abhängigkeit der relativen Farbgrenzen von der Flächengröße (speziell HESS) ergibt sich das Paradoxon, daß Vergrößerung der Reizfläche innerhalb derselben Exzentrizität oder gar nach der Peripherie hin die

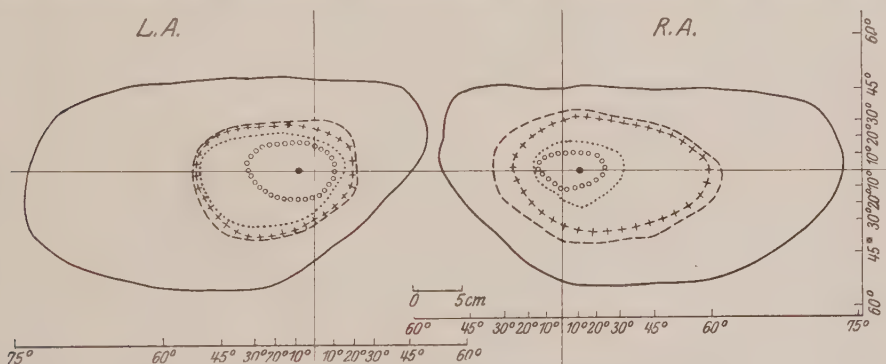


Abb. 137. Asymmetrie der Abnahme der Farbenempfindlichkeit im indirekten Sehen beider Augen. Relative Grenze für Grün oooo, für Rot ----, für Blau + + +, für Gelb - - - -, für Weiß — (nach F. P. FISCHER).

Farbe hervortreten lassen kann (DONDERS, LANDOLT, TSCHERMAK, FERREE und RAND). Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß infolge der Lichtaberration im Auge Feldvergrößerung zugleich zu einer intensiveren Bestrahlung jedes Feldteilchens mit farbigem Lichte führt. Beim Übergang in das indirekte Sehen verlieren rote und gelbe Lichter an relativer Helligkeit verglichen mit Weiß, während grüne und blaue gewinnen — so daß sich im Gelbgrün ein Indifferenzpunkt ergibt (vgl. Abb. 144). Die farblosen Helligkeitsstufen, in denen farbige Lichter im stark indirekten Sehen des helladaptierten Auges erscheinen — die sog. Peripheriewerte (vgl. unten S. 381) —, sind infolge der Relativität der Farbenblindheit wohl kein ganz reiner Ausdruck der für den betreffenden Adaptationszustand, speziell für das Hellauge geltenden Weißvalenzen, lassen sich aber praktisch wohl als Indices derselben verwenden (vgl. unten S. 383). Auch sind sie in hohem Maße von der jeweiligen Zustandslage abhängig. — Zudem variieren die relativen Farbgrenzen auch unter denselben Bedingungen je nach Individuum viel stärker, als dies gewöhnlich angenommen wird, weshalb auch in pathologischen Fällen das Verhalten der perimetrischen Farbensichtsfelder

¹ Betr. Einfluß der Farbe des Grundes auf die Größe des Farbensichtsfeldes vgl. A. D. BUSH u. R. S. MC GRADIE: Amer. J. Physiol. **68**, 103 (1924), ferner FERREE u. RAND: Zitiert auf S. 352; betr. Einfluß der farbigen Stimmung E. GELLHORN: Pflügers Arch. **210**, 477 (1925). — Musterfarben für Perimetrie haben speziell E. ENGELKING u. A. ECKSTEIN angegeben [Klin. Mbl. Augenheilk. **64**, 88, 664 (1920) — Peripheriegleiche und invariable Perimeterobjekte. Freiburg 1920 — Graefes Arch. **104**, 75 (1921)].

nur mit Vorsicht zu verwerten ist¹. Selbst zwischen den beiden Augen eines Beobachters können sich beträchtliche Asymmetrien des Farbensinnes bzw. der Farbegrenzen ergeben (vgl. Abb. 137). Die bezügliche Typendifferenz unter den Farbentüchtigen (wie unter den Rotgrünblinden) wird gleich weiterhin (S. 359) behandelt werden.

Ungeachtet obiger Einschränkungen gestattet die relative Rotgrünblindheit im indirekten Sehen sich ein klares Bild vom tatsächlichen Sehen der Rotgrünblinden, speziell der sog. Grünblinden zu verschaffen — in Ergänzung von deren empfindungsanalytischer Angabe, daß sie zwei Variable besitzen, welche durchschnittlich mit dem Gelb und Blau des Farbentüchtigen übereinstimmen, sowie in Erhärtung der Angaben des seltenen Falles von einseitiger Rotgrünblindheit (v. HIPPEL). (Vgl. die Spezialdarstellung.)

Mit Nachdruck sei hervorgehoben, daß bei Erfüllung gewisser Vorbedingungen, nämlich Gleichheit der Feldgröße, Sättigung und Nuance — also mögliche Übereinstimmung beider Prüflichter an farbiger oder kompensativer Valenz (geprüft an der Farblosigkeit einer Mischung zu gleichen Teilen) und an Weißvalenz (geprüft an relativ farblosem Peripheriewert, und zwar gerade für die betreffende Zustandslage [vgl. S. 381]) —, ferner Neutralstimmung des Auges, die empirischen Grenzen für „gleichwertiges“ Rot und „gleichwertiges“ Grün sowie für „gleichwertiges“ Gelb und „gleichwertiges“ Blau zusammenfallen (HESS²). Dabei ist die adaptative Abhängigkeit der Weißvalenzen sehr wohl zu beachten — also bei Untersuchung mit helladaptiertem Auge Übereinstimmung der Proben in den farblosen Hellperipheriewerten, bei Untersuchung mit dunkeladaptiertem Auge Übereinstimmung der Proben in den farblosen Dämmerungswerten zu fordern³, welche letztere genauigkeitshalber wieder im stark indirekten Sehen bestimmt oder wenigstens kontrolliert werden sollen. Durch das geschilderte Verhalten erweisen sich die Empfindlichkeit bzw. Empfindung für Rot und Grün einerseits, für Gelb und Blau andererseits eng miteinander verknüpft — ähnlich wie sie bei der Empfindungsanalyse, bei der Kompensation und in der Sehweise der Partiielfarbenblinden als Koppelungspaare hervortreten.

Die Angabe⁴, daß bei fortschreitend indirekter Betrachtung der Farbenton vor dem Verschwinden in die Gegenfarbe umschlage, dürfte auf einem durch Simultan- und Sukzessivkontrast (Blickschwankungen!) hervorgerufenen Anschein beruhen; kann doch dieser noch deutlich sein bei Unmerklichkeit des primären Farbeneindrucks (vgl. unten S. 485).

Nebenbei sei erwähnt, daß von manchen Beobachtern angegeben wird, daß Änderung der Kopfhaltung einen Einfluß auf das Farbigerscheinen der Naturkörper habe. Speziell sollen bei Betrachtung mit umgekehrtem Kopf die Farben in der Landschaft satter und kontrastreicher — gleichzeitig ferne Objekte kleiner und weniger plastisch — erscheinen⁵.

Anhangsweise sei hier gleich die Erscheinung behandelt, daß sonst farbige Lichter auch für das direkte und mäßig exzentrische Sehen dann farblos er-

¹ HESS, C.: Graefes Arch. **105**, 137, spez. 151 (1921).

² HESS, C.: Graefes Arch. **35** (4), 1 (1889). — Bestätigt von HEIG: Ebenda **38** (3), 145 (1892) — Ann. d'Ocul. **109**, 321 (1893); **111**, 122 (1894). — BAIRD, W.: 1905 u. 1914. Zitiert auf S. 352. DREHER: Z. Sinnesphysiol. **46**, 1 (1911). — MAGGIORE, L. (für durch Polarisierung hergestellte Gegenfarben): Ann. Ophthalm. **52**, 243 (1924).

³ Vgl. speziell E. ENGELKING u. A. ECKSTEIN: Klin. Mbl. Augenheilk. **64**, 88 (1920) — Graefes Arch. **104**, 75 (1921). — Über methodische Anforderungen bei der Perimetrie überhaupt — zugleich unter Betonung der Unmöglichkeit, stabile Proben herzustellen, die ständig genau allen Anforderungen entsprechen — vgl. C. HESS: Arch. Augenheilk. **85**, 1 (1919) — Methodik spez. S. 256ff.

⁴ HELLPACH, W. H.: Wundts Philos. Stud. **15**, 524 (1900).

⁵ HELMHOLTZ, H. v.: Physiol. Optik, 1. Aufl., S. 433; 3. Aufl., **3**, 9. — HAENEL, H.: Jb. d. Ges. f. Natur- u. Heilkde S. 20. Dresden 1918/19.

scheinen, wenn sie unterhalb eines sehr kleinen Gesichtswinkels (PLATEAU 1830, AUBERT 1864, WITTICH 1863, DONDERS 1877) oder unterhalb einer gewissen sehr kurzen Zeitdauer dargeboten werden (MARTIUS, BERLINER, GUTTMANN, BRÜCKNER und KIRSCH, ZAHN). Unterhalb einer gewissen räumlichen wie zeitlichen Grenze der Präsentation erfolgt — ebenso wie unterhalb einer gewissen Grenze der Annäherung der Bildlage an das Netzhautzentrum — Farbenschwelle; es ergibt sich eine charakteristische Farbenfeld- und Farbenzeitschwelle. Bezüglich der *Farbenfeldschwelle* gilt die Reihe: Orange oder Gelb > Rot > Grün > Blau, wobei die letzteren drei Farben schließlich farblos erscheinen (AUBERT¹). Nahe der Farbschwelle ist die Farbe infolge rasch einsetzender Lokaladaptation zunächst nur für Augenblicke erkennbar (AUBERT, WITTICH). Bei bewegten Objekten verläuft die Farbenempfindung im extrafovealen Sehen (speziell bei 10–15° und 50–80° Exzentrizität) intermittierend, indem Farbigkeit und Abblässen bzw. Farblosigkeit miteinander wechseln (FOUCAULT²; ähnliches kommt sowohl foveal wie extrafoveal an ruhenden roten Lichtern bei äußerster Abschwächung vor³). Bei starker Verkleinerung der Reizfläche, die zugleich eine Minderung der Beleuchtungsstärke pro Einheit (und bei weißem Grunde zugleich eine Steigerung der kontrastiven Schwarzinduktion) bedeutet, kann sich eine Änderung des Farbtones ergeben — so speziell von Blau gegen Violett (vgl. S. 348). (Über die Beziehung von Gesichtswinkel und Beleuchtungsintensität vgl. das S. 323 Angeführte). — Spektrallichter von mittlerer Helligkeit erscheinen für das direkte Sehen des helladaptierten Auges auch unter kleinstem Gesichtswinkel farbig, während sie in mäßiger Exzentrizität (1,5°) bei einer gewissen Verkleinerung des Feldes farblos erscheinen. Die bezüglichen, als „*Minimalfeldhelligkeiten*“⁴ bezeichneten Werte ergeben eine Reihe mit einem Maximum bei 601 $\mu\mu$, welche mit der Kurve der Helligkeitswerte bei Farbloserscheinen im stark indirekten Sehen (sog. Peripheriewerte — vgl. S. 381) sehr angenähert übereinstimmt. Hingegen ergeben sich gegenüber der Kurve der Helligkeitsverteilung im zentral oder parazentral farbig gesehenen Zentrum (vgl. TSCHERMAK — S. 381) und gegenüber der Spektralkurve der fovealen Schwellenwerte⁵ deutliche Verschiedenheiten. Für die Feldschwelle ist also bei Spektral- wie bei Pigmentlichtern wesentlich die Helligkeit der farblosen Komponente bestimmend (vgl. unten S. 383). Am tiefsten liegt die Schwelle bei einem bestimmten Grau des Grundes, welches mit dem Farbenfeld gleich hell ist⁶, so daß der Eindruck des letzteren weder durch kontrastive Erhellung noch durch Verdunkelung an Gewicht gewinnt⁷. Die Farbenfeld-

¹ AUBERT, H.: S. 108, 113, 129 (1865); S. 536 (1876). — Vgl. auch v. WITTICH: Zbl. med. Wiss. **1863**, 418 — Königsberger med. Jb. **4** (1864). — DONDERS, F. C.: Graefes Arch. **23** (2), 282 (1877); **27** (1), 55 (1881) — Ann. d'Ocul. **79** (1878).

² FOUCAULT, M.: Année psychol. **2**, 1 (1922).

³ SHERMAN, F. D.: Wundts Philos. Stud. **13**, 440 (1898). — MALTÉZOS, C.: C. r. Acad. Sci. **137**, 43 (1903). — GÖTHLIN, G. F.: Sv. Vetenskap. Akad. Hdl. **58**, 1, spez. 86 (1917).

⁴ SIEBECK, R. (zugleich Abhängigkeit von der Farbe des Umfeldes): Z. Psychol. u. Physiol. **41**, 89 (1907). — MALTZEW, C. v.: Ebenda **43**, 76 (1909). — ZAHN, A.: Ebenda **46**, 287 (1912). — KOHLRAUSCH, A.: Pflügers Arch. **200**, 201 (1923). — Vgl. auch A. CHARPENTIER: La lumière et les couleurs. Paris 1888. — HAYCRAFT, J. B.: J. of Physiol. **21**, 126 (1897).

⁵ BOSWELL, F. P.: Z. Sinnesphysiol. **42**, 310 (1908).

⁶ Von A. BRÜCKNER [Pflügers Arch. **98**, 90 (1903)] zu einer Methode heterochromatischer Photometrie verwendet — unter Beigabe derselben Farbe zum Grau. (Siehe das S. 349 über das sog. kritische Grau Ausgeführte.)

⁷ Über die Einflußlosigkeit farbiger Umstimmung auf die Minimalfeldhelligkeiten siehe E. ENGELKING u. F. POOS [Z. Sinnesphysiol. **56**, 22 (1924)]. Über die Bedeutung des psychologischen Faktors der Feldstruktur, der Auffassung als „Figur“ oder „Grund“ auf die Farbenzeitschwelle, welche durch figurale Ausgeprägtheit bzw. durch Helligkeitsdifferenz und Feld-

schwelle (wie auch die Farbenzeitschwelle) gibt ein reziprokes Maß ab für den regionalen und individuellen Grad der farbigen Erregbarkeit; der Schwellenwert steigt im indirekten Sehen rasch an, und zwar rascher für Rot und Grün als für Gelb und Blau, so daß von einer *relativen* Farbenblindheit daselbst zu sprechen ist (vgl. oben S. 351). Bei hochgradiger Schwäche des einen Komponentenpaares wird dieses überhaupt nur auf großem Felde hervorzurufen sein; auf kleinem Felde wird ein solches Individuum einfach als partiell Farbenblinder (speziell als Rotgrünblinder) erscheinen, auf großem Felde sich jedoch als prinzipiell vierfarbentüchtig (jedoch rotgrünschwach) erweisen¹. Dunkeladaptation vergrößert das photochromatische Intervall zwischen allgemeiner und spezifischer, farbiger Feldschwelle² (vgl. oben S. 324).

Auch die *Farbenzeitschwelle* (oder spezifische Zeitschwelle im Sinne von v. KRIES), d. h. die minimale Einwirkungsdauer eines farbigen Lichtes, bei welcher eben noch Farbe empfunden wird, erscheint wesentlich von der Helligkeit der farblosen Komponente abhängig. Die Spektralkurve der *Minimalzeithelligkeiten* stimmt mit jener der Minimalfeldhelligkeiten und der Peripheriewerte sehr angenähert überein: die drei „farbenauslöschenden Methoden“ (v. KRIES) lassen dieselbe Verteilung erkennen (ZAHN³ — vgl. S. 370, 383, 446). Von maßgebendem Einfluß auf die Farbenzeitschwelle ist ferner die Intensität der dem farbigen Reiz vorausgehenden und noch mehr jene des folgenden farblosen Lichtreizes; die dabei ermittelte Unterschiedsschwelle folgt innerhalb gewisser Grenzen dem WEBERSchen Gesetz (vgl. S. 387 ff.). Die Werte sind ferner abhängig von der Größe der Reizfläche (BRÜCKNER und KIRSCH⁴). Der Einfluß der Farbe der Beleuchtung auf die Grenzwerte für den Raumsinn und damit auf die Sehschärfe wird noch gesondert zu behandeln sein (vgl. S. 371 Anm. 2).

d) Individuelle Unterschiede im Farbensinn⁵.

Der Farbensinn zeigt innerhalb der Farbentüchtigen individuelle Differenzen, bezüglich welcher allem Anscheine nach⁶ nicht eine stetige eingipfelige

verkleinerung begünstigt werde und die Farbenempfindlichkeit herabsetze, sowie über Farbangleicherscheinungen siehe A. GELB u. R. GRANIT: Z. Psychol. u. Physiol. **93**, 83 (1923). — ACKERMANN, A.: Psychol. Forschg. S. 44 (1924). — MÜLLER, G. E.: Z. Psychol. **97**, 305 (1925). — TUDOR-HART, B.: Psychol. Forschg. **10**, 255 (1928). — Vgl. auch das S. 349, 362 Anm. 5, 482 Bemerkte.

¹ NAGEL, W. A.: Z. Sinnesphysiol. **41**, 319 (1906). — Vgl. auch C. ROSENCRANTZ: Ebenda **58**, 5 (1926).

² CHARPENTIER, A.: La lumière et les couleurs S. 213, 238. — ABNEY, W. DE W.: Proc. roy. Soc. Lond. A **87** 169 (1912).

³ ZAHN, A.: Z. Sinnesphysiol. **46**, 287 (1912). — LEVI, M. (Abhängigkeit von Licht- und Farbenschwelle von der Reizdauer): Atti Accad. Lincei, Rend. **2**, 74 (1925). — Betr. Farbenschwelle im Augenblicksbild gegenüber dem Zeitbild s. auch U. EBEBECKE: Pflügers Arch. **185**, 181 (1920).

⁴ BRÜCKNER, A. u. R. KIRSCH (Abhängigkeit der Farbenzeitschwelle von vorhergehenden und nachfolgenden Schwarzweißreizen): Z. Sinnesphysiol. **46**, 229 (1912). Siehe auch bereits G. MARTIUS: Beitr. Psychol. **1**, 335 (Leipzig 1896). — BERLINER, B.: Psychol. Stud. **3**, 91 (1908). — GUTTMANN, A. (Erhöhung bei Farbenschwachen): Z. Sinnesphysiol. **42**, 42 (1908). — ZAHN, A.: Ebenda **46**, 287 (1912).

⁵ MAXWELL, CL.: Philosophic. Trans. **150**, 57—84 (1860). — RAYLEIGH, W.: Nature **24**, 264 (1881); **25**, 64 (1882). — Brit. Assoc. Rep. **1890**, 728. — DONDS, F. C.: Graefes Arch. **23** (2), 282 (1877); **27** (2), 155 (1881); **30** (1), 15 (1884). — Arch. (Anat. u.) Physiol. **1884**, 518. — FREY, M. v. u. J. v. KRIES: Ebenda **1881**, 336. — HERING, E.: Lotos, N. F. **6**, 142 (1885), auch sep. — KÖNIG, A. (u. C. DIETERICH): Z. Psychol. u. Physiol. **4**, 241 (1892). — Ges. Abh. S. 84 ff., 102 ff., 295 ff. Leipzig 1903. — KRIES, J. v.: Z. Psychol. u. Physiol. **13**, 241, 473 (1897). — POLIMANTI, O.: Ebenda **19**, 263 (1899). — TSCHERMAK, A.: H.-D.-A. spez. S. 742—747 (1902). — ABNEY, W. DE W. u. W. WATSON: Philosophic. Trans. roy. Soc. Lond. A **216**, 109 (1906). — STARGARDT, P. u. OLOFF: Diagnostik der Farbensinnstörungen. Berlin 1912. —

Frequenzkurve gilt, sondern eine unstetige mehrgipfelige — vermutlich eine solche mit zwei Haupt- und zwei, vier oder gar sechs Nebengipfeln, wobei gerade nahe dem Mittelwert sich ein Minimum findet (vgl. Abb. 138, welche Kurve — nach den Beobachtungen GÖTHLINS¹ — allerdings nur 100 „Normale“ ohne Extreme umfaßt). Gewöhnlich spricht man von zwei Typen von Normalen und unterscheidet daneben „Anomale“ oder Extreme, welche vielleicht besser noch in Voll- und Halbextreme zu scheiden wären. Die (extrem) „Anomalen“ zeigen Übergänge zu den Partiellfarbenblinden², während Übergänge zu den „typischen“ Farbentüchtigten als selten oder fehlend bezeichnet werden (v. KRIES, KÖLLNER 1915, ENGELKING; für weniger scharfe Trennung STARGARDT und OLOFF, später auch KÖLLNER; für schärfere Abtrennung der „Protanomen“ als der „Deutanomen“ gegenüber den „Normalen“ GÖTHLIN).

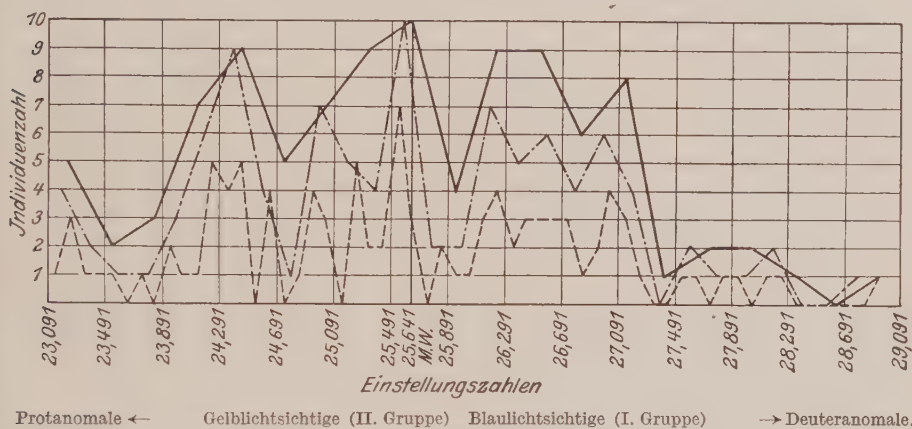


Abb. 138. Frequenzkurven für die Einstellung der RAYLEIGH-Gleichung am GÖTHLINSchen Polarisationsanomaloskop seitens Farbentüchtigter (nach den Werten von GÖTHLIN) — — — bei Klassenspielraum 0,1, — · — · bei Klassenspielraum 0,2, — — — bei Klassenspielraum 0,3.

EDRIDGE-GREEN, F. W.: Proc. roy. Soc. Lond. B **86**, 164 (1913). — KÖLLNER, H.: Die Störungen des Farbensinnes. Berlin 1912 — Arch. Augenheilk. **78**, 302 (1915); **84**, 177 (1918). — LIENEMANN, J. E.: Inaug.-Dissert. Amsterdam 1914. — WATSON, W.: Proc. roy. Soc. Lond. A **88**, 410 (1913). — HESS, C.: Pflügers Arch. **185**, 147 (1920) — Graefes Arch. **105**, 137 (1921) — Arch. Augenheilk. **86**, 222 (1920); **91**, 133 (1922) — Erg. Physiol. **20**, 1, spez. 16 (1922) — Methodik spez. S. 278 ff. — HOUSTON: Proc. roy. Soc. Lond. A **102**, 253 (1922). — WÖLFFLIN, E.: Z. Sinnesphysiol. **54**, 49 (1923). — Siehe auch die Aufstellung einer dritten Gruppe, nämlich (blauunterwertiger) Tritanomen, seitens E. ENGELKING: 45. Vers. dtsh. ophthalm. Ges. **1925** — Graefes Arch. **116**, 196 (1925); (mit H. HARTUNG) **118**, 211 (1927) — Klin. Mbl. Augenheilk. **77**, Beil.-H., 61 (1926).

⁶ (Zu S. 356). Eine ausreichende variationsstatistische Bearbeitung fehlt leider noch.

¹ GÖTHLIN, G. F. [Upsala Läk.för. Forh. **27**, 755 (1922)] unterscheidet drei Typen in der Lage des reinen Gelb mit 589, 584, 580 $\mu\mu$ als charakteristischen Mittellagen; betr. anomaler Trichromaten Sv. Vet. Akad. Hdl. **58**, 1 (1917) — Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **43**, 13 (1923) — J. of Physiol. **57**, 181 (1923). Über sein Polarisationsanomaloskop Sv. Läk.för. Forh. **42**, 1665 (1916) — Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **46**, 481 (1925) — Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. V, T. 6, S. 903, H. 6 (1926) (unter Angabe des relativen Grün-Rot-Koeffizienten als des im Einzelfalle geforderten Multiplikators zu dem für ein „Mittelnormalauge“ als gültig angesetzten Grundwert, entsprechend einer Gradeinstellung von $25^{\circ}32,4'$ ($25,54^{\circ}$) am Anomaloskop; dabei entspricht eine Gradeinstellung von $23,1^{\circ}$ einem G/R -Koeffizienten von 1,286, eine Einstellung von $28,9^{\circ}$ einem solchen von 0,749). Die Einzelwerte des Gesamtmaterials GÖTHLINS (a. a. O. 1926, S. 933), welches 214 Normale (mit G/R -Quotient von 1,6 bis 0,6), 11 „anomale“ Trichromaten und 5 Dichromaten umfaßt, sind noch nicht veröffentlicht. — Vgl. auch die asymmetrische Frequenzkurve nach dem individuellen Helligkeitwert des roten Lichtes bei R. A. HOUSTON (u. E. M. W. HODDLE): Philosophic. Mag. **46**, 699 (1923), vgl. auch **41**, 186 (1921).

² Vgl. speziell H. ROENNE: Klin. Mbl. Augenheilk. **80**, 47 (1928).

Verhalten der Farbentüchtigen	Typus II = Gelb(rot)sichtige = Gelblichtsichtige	Typus I = Blau(grün)sichtige = Blaulichtsichtige
A. Absorptives Verhalten (Lichterauswertung nach Wellenlänge)		
I. Komponentenverhältnis für Lichtermischungen von charakteristischem Aussehen		
Ia) rein empfindungsanalytisch ohne Gleichungskontrolle		
1. primäres <i>Urrot</i> aus gelbrotem und blauem Licht (nach HERING) α) an Binärgemisch $L_{660} + L_{447}$	$L_{660} : L_{447} = 1,15 : 1$	$L_{660} : L_{447} = 7 : 1$ (in Kollimatorspaltbreiten, nicht in richtiggestellten Lichtintensitäten ausgedrückt)
β) an Kreiselscheibenmischung (gelblichrotes + blaues Papier)	Ge.R. : Bl. = 2,6 : 1	Ge.R. : Bl. = 26,7 : 1
2. primäres <i>Urgrün</i> aus gelblichgrünem und blauem Licht (nach HERING) α) an Binärgemisch $L_{535} + L_{470}$	$L_{535} : L_{470}$	$L_{535} : L_{470}$
β) an Kreiselscheibenmischung (gelblichgrünes + blaues Papier)	Ge.Gr. : Bl. = 5 : 1	Ge.Gr. : Bl. = 16 : 1
3a. <i>Gelb</i> aus gelbrotem und gelbgrünem Licht (nach RAYLEIGH, DONDEES, NAGEL) α) an Binärgemisch β) an Kreisel Mischung	Ge.R. : Ge.Gr.	Ge.R. : Ge.Gr.
4a. <i>Weiß</i> (nach HERING) α) an Binärgemischen β) an Kreisel Mischung	Spektralrot : Blaugrün Grüngelb : Violett	Sp.R. : B.Gr. Gr.G. : V.
Ib) unter Gleichungskontrolle		
3b. <i>Gelb</i> bei Herstellung unvollkommener Farbentongleichungen α) strenge Rayleighgleichung: Spektralgelb = Spektralrot + Gelbgrün, speziell $m L_{670,8}$ (Lithium) + $n L_{534,9}$ (Thallium) = $o L_{589}$ (Natrium)	$L_{670,8} : L_{534,9} =$ im Mittel $< 0,82 : 1$ (DONDEES) bzw. $0,41 : 1$ (KÖNIG u. DIETERICI) Gr/R-Koeffizient unter den „Normalen“ bis 1,6; bei den „Anormalen“ über 2,2	$L_{670,8} : L_{534,9} =$ im Mittel $2,65 : 1$ (DONDEES) bzw. $1,52 : 1$ (KÖNIG und DIETERICI) Gr/R-Koeffizient unter den „Normalen“ bis 0,6; bei den „Anormalen“ unter $0,5$ (GÖTHLIN),
β) erweiterte Rayleighgleichungen (v. KRIES) $L_{670,8} + L_{534,9} = L_{670,8}$ bis $534,9$	$L_{670,8} : L_{534,9}$	$L_{670,8} : L_{534,9}$
3c. <i>Weiß</i> gleichungen α) Spektralgleichungen (nach HERING) β) Kreiselgleichungen (spez. mit kontinuierlicher Abstufung des Mischungsverhältnisses, In-Umfeldanordnung — nach HESS)	Spektralrot : Blaugrün = Grüngelb : Violett Rot : Grün (evtl. Gelblichgrün + Blau) = Weiß : Schwarz	Sp.R. : Bl.Gr. = Gr.G. : V. R. : Gr. (Ge.Gr. + B.) — W : S

Verhalten der Farbentüchtigten	Typus II = Gelb(rot)sichtige = Gelblichtsichtige	Typus I = Blau(grün)sichtige = Blaulichtsichtige
II. Lage empfindungsmäßig ausgezeichneten Lichter im Spektrum 1. Lage der primären Kardinalpunkte, speziell des Urgrüns (nach HERING) 2. Lage der sog. komplementären Lichter (nach v. KRIES u. v. FREY)	relativ kurzwellig, etwa L_{495} Zu derselben langwelligen Komponente wird eine stärker kurzwellige	relativ langwellig, etwa L_{505} eine weniger kurzwellige gefordert
III. Relative Helligkeit verschiedenartiger Lichter 1. Helligkeitsgleichheit (heterochromatische Photometrie — nach RAYLEIGH, DONDERS) 2. Ausdehnung des Spektrums (nach HERING, HESS) 3. Helligkeitsverteilung, speziell Lage des Helligkeitsmaximums im Spektrum sowohl zentral und parazentral (nach HERING, HESS) unter Farbigsehen als exzentrisch unter Farblossehen (sog. Peripheriewerte nach POLIMANTI)	Mittel $48,7 \text{ Li} = 10 \text{ Na} = 21,4 \text{ Th}$ (DONDERS) langwelliges Ende relativ weitreichend langwellige Hälfte relativ hell, kurzwellige Hälfte relativ dunkel, Maximum relativ langwellig (620—580)	Mittel $68,5 \text{ Li} = 10 \text{ Na} = 24,9 \text{ Th}$ (DONDERS) langwellige Erstreckung relativ eingeschränkt langwellige Hälfte relativ dunkel, kurzwellige Hälfte relativ hell, Maximum relativ kurzwellig (580—570)
IV. Pupillomotorische Wirksamkeit verschiedenartiger Lichter (nach HESS)	langwellige Lichter relativ stark, kurzwellige Lichter relativ schwach wirksam	langwellige Lichter relativ schwach, kurzwellige Lichter relativ stark wirksam z. B. für Rotlicht 2,6 Blaulicht 4,3 gegen 9,7 bzw. 2,0 beim „Normalen“)
B. Sensitives Verhalten (Grad der Farbenempfindlichkeit)		
I. Farbschwelle bei Zumischung von Weiß oder spez. Geltungsbreite bei Änderung des Verhältnisses von Rot : Grün, Gelb : Blau in Gleichung mit unzerlegtem Weiß, sowie Farbfeldschwelle (nach HERING, HESS)	relativ tiefere Schwelle für Hervortreten oder Verschwinden der Farbe bei Weißverhüllung bzw. Farbigerscheinen bereits auf kleinerem Felde, enger Geltungsbereich „farbloser“ Gleichungen	relativ höhere Schwelle bei Weißverhüllung sowie bei Wachsen der Feldgröße, weiter Geltungsbereich farbloser Gleichungen (z. B. Gr. : R. = 1,83 bis 4,1 gegenüber 3,33 bis 3,44 beim „Normalen“)
II. Ausdehnung der Farbgesichtsfelder ¹ (nach HESS), und zwar relative Rotgrüngrenzen relative Gelbblaugrenzen	relativ weit (außer in Extremfällen!) z. B. $21-32^\circ$ temporal z. B. $17-22^\circ$ temporal	relativ eng 12° temporal (Extrem) $9-11^\circ$ temporal (Extrem)
III. Kontrastempfindlichkeit (nach GUTTMANN, KÖLLNER, HESS)	relativ stark Grauscheibe bereits bei schwacher	relativ schwach erst bei stärkerer
Rot- oder Gelbzumischung zum Grunde gegenfarbig erscheinend		

¹ Speziell in Form der relativen Werte für die Ausdehnung der Rotgrün- sowie der Gelbblaugesichtsfelder verglichen mit jenen des „Normalen“ als Einheit

$$\left(\frac{R_A : R_N}{G_A : G_N}, \frac{G_A : G_N}{B_A : B_N} \right).$$

Die beiden schematisch unterschiedenen Typen werden als Typus II und I (nach RAYLEIGH), als Gelbsichtige und Blausichtige (nach HERING), Rotsichtige und Grünsichtige (nach HESS), Gelblichtsichtige und Blaulichtsichtige (nach TSCHERMAK) bezeichnet. Über ihre Häufigkeit ist derzeit eine Aussage schwer möglich. RAYLEIGH und DONDEES betrachten den Typus II als seltener (5 unter 24 bzw. 10 unter 69 Untersuchten); als „anomal“ werden 20% (KÖLLNER), ja 30–33% der Männer (RAEHLMANN) angegeben. Interessant ist, daß in gewiß sehr seltenen Fällen beim gleichen Individuum ein entsprechender Unterschied zwischen den beiden Augen bestehen kann (Fall Sulzer bei DONDEES — bezüglich der Lage von dessen Kardinalpunkten vgl. oben S. 345; SAMOJLOFF¹ bezüglich Mischungsgleichungen).

Die Typendifferenz äußert sich in doppelter Weise: einerseits in einem verschiedenen Auswertungsgrade verschiedener Lichter je nach ihrer Wellenlänge, also in einer durch bloße Intensitätsänderung ausgleichbaren Abstufung, die einem verschiedenen Grad von Absorption zu entsprechen scheint, andererseits in einer Differenz an farbiger Erregbarkeit bzw. Farbenempfindlichkeit. Das erstere Verhalten sei kurz als „absorptiv“ (Ungleichheit nach HESS), das andere als „sensitiv“ oder „irritativ“ („Über-, Gleich-, Unterwertigkeit für bestimmte Farben“ nach HESS) bezeichnet.

Nach dem absorptiven Verhalten erscheint somit Gelblichtsichtigkeit (Typus II) durch höheren Bedarf an kurzwelligem Licht, und zwar nicht bloß an blauem, sondern auch an grünem Licht, bei binärer Mischung von Urrot, Urgrün, Gelb, Weiß verschieden von Blaulichtsichtigkeit (Typus I). Die gelblichtsichtige Gruppe wertet demnach die Lichter der langwelligen Spektrumschälfte, und zwar nicht bloß gelbe, sondern auch rote Lichter, verhältnismäßig gut, jene der kurzwelligen schlecht aus, sieht auch dementsprechend die gelbliche Hälfte des Spektrums relativ heller und das rote Ende weiter reichend². Gelblichtsichtigkeit bedeutet demnach zugleich Rotlicht-Sichtigkeit, ebenso Blaulichtsichtigkeit zugleich Grünlichtsichtigkeit³. Dementsprechend ist auch die Helligkeitsverteilung in dem stark indirekt farblos gesehenen Spektrum charakteristisch verschieden⁴. Hingegen gehört die neben der typenmäßigen Verschiedenheit im absorptiven Verhalten beobachtete Differenz im sensitiven Verhalten offenbar einem anderen Gebiete an und es sei als fraglich bezeichnet, ob die in obiger Tabelle angenommene Verknüpfung von Gelblichtsichtigkeit und relativer Tüchtigkeit des Farbensinnes (in gewissen Extremfällen allerdings Schwäche des Rotgrünsinnes bei Tüchtigkeit des Gelbblausinnes, vgl. unten) einerseits, die Verknüpfung von Blaulichtsichtigkeit und relativer Schwäche

¹ DONDEES, F. C.: Arch. (Anat. u.) Physiol. 1884, 518 (mit der Helligkeitsgleichung $10 \text{ Na} = 30,8 \text{ Li} = 25,5 \text{ Th R.A.}$, $10 \text{ Na} = 56,6 \text{ Li} = 14,3 \text{ Th L.A.}$ — also relativer Gelblichtsichtigkeit des R.A., relativer Blaulichtsichtigkeit des L.A. bei Sulzer). — SAMOJLOFF, A. (mit dem Verhältnis R/Gr für L.A.: R/Gr für R.A. = 1,57: 1, also relativer Blaulichtsichtigkeit des L.A., relativer Gelblichtsichtigkeit des R.A.): Z. Sinnesphysiol. 41. 367 (1910). — Betr. Methodik der Untersuchung von Farbensinndifferenzen beider Augen vgl. E. HERING: Graefes Arch. 36 (3), 1 (1890). — Vgl. auch R. HILBERT: Pflügers Arch. 57, 61 (1894). — KRIES, J. v.: Z. Sinnesphysiol. 50. 137 (1918) (betr. Fall Dr. F. REICHERT — Inaug.-Dissert. Freiburg 1916). — HEGNER, C. A.: Z. Sinnesphysiol. 49, 18 (1915).

² Über individuelle Verschiedenheit der Helligkeitsverteilung im Spektrum s. speziell die ausgedehnten Untersuchungen von W. WATSON: Proc. roy. Soc. Lond. A 88, 410 (1913) — (mit W. DE W. ABNEY) 89, 232 (1913); 90, 443 (1914); ferner H. BENDER: Z. Sinnesphysiol. 50, 1 (1919).

³ Praktisch brauchbare Tafeln zum Nachweise von relativer Rot- und Grünlichtsichtigkeit mittels Umschlagfarben hat E. WÖLFFLIN angegeben (Leipzig 1926).

⁴ POLIMANTI, O. (unter J. v. KRIES): Z. Psychol. u. Physiol. 19, 263 (1897).

des Farbensinnes andererseits tatsächlich durchgreifend ist¹. Immerhin scheint Gelblichtsichtigkeit zu Tüchtigkeit des Farbensinnes, wenigstens des Gelbblausinnes, hingegen Blaulichtsichtigkeit zu Schwäche des Farbensinnes, speziell des Gelbblausinnes zu disponieren. Jedoch kommen zweifellos selbständige Variationen des Rotgrünsinnes ohne entsprechende Differenz im absorptiven Verhalten (also ohne Rot-Grün-, „Ungleichheit“ im Sinne von HESS) vor (KÖLLNER 1915, ROSMANIT 1926). Keinesfalls darf abweichende Einstellung der RAYLEIGHschen-Gleichung ohne weiteres als Anzeichen für Farbenschwäche betrachtet werden. Neben Minderung der Farbenempfindlichkeit wurde individuelle Steigerung derselben — mit Erweiterung der Farbgrenzen und Erniedrigung der Farbschwelle — gegenüber dem als Norm betrachteten Durchschnitt beobachtet². — Ebenso sei die Frage offen gelassen, ob die Typen des Farbensinnes mit den beiden im Verlauf und in der Breite der Dunkeladaptation festgestellten Typen (TSCHERMAK³) verknüpft sind, und zwar Gelblichtsichtigkeit mit rascher und umfangreicher Empfindlichkeitssteigerung, Blaulichtsichtigkeit mit langsamer und beschränkter (von TSCHERMAK vermutet, von NAGEL bestritten⁴). Zur Entscheidung bedarf es erst einer ausgedehnten statistischen Untersuchung⁵.

Extreme Fälle von Blausichtigkeit oder Gelbsichtigkeit — verbunden mit spezieller Schwäche des Farbensinnes — werden als *anomale Trichromaten* bezeichnet (KÖNIG, v. KRIES⁶), und zwar als *Protanomale* (nach NAGEL⁷), extrem Grünsichtige (nach HESS), extrem Blau-

¹ Auch C. HESS [Erg. Physiol. **20**, 1, spez. 21 (1922)], läßt es zunächst dahingestellt, ob zwischen „Rotgrün-Ungleichheiten“ und Unter- bzw. Überwertigkeit für Rot oder Grün, Gelb oder Blau bestimmte Beziehungen bestehen.

² HESS, C.: Graefes Arch. **105**, 137 (1921). — WÖLFFLIN, E.: Ber. dtsch. ophthalm. Ges. Heidelberg **1924**, 17. VIERLING, Z. Bahnärzte **23**, 261 (1928). — Über individuelle Verschiedenheiten im Nachbildablauf, speziell geringere Dauer bei anomalen Trichromaten vgl. A. GUTTMANN: Z. Psychol. **57**, 271 (1910) — Z. Sinnesphysiol. **51**, 173 (1920).

³ TSCHERMAK, A.: Anpassung des Auges, S. 10. Leipzig 1900 — Pflügers Arch. **82**, 559, spez. 589 (1900) — H.-D.-A. S. 703, 747; bestätigt von F. BEST: Z. Biol. **68**, 111 (1917). — Näheres darüber bei A. DRESSLER [unter TSCHERMAK: Pflügers Arch. **153**, 137 (1913)], welcher eine analoge Typenscheidung an Dunkeladaptation bei Pferden feststellen konnte. Siehe ferner H. KÖLLNER: Zbl. prakt. Augenheilk. **1911**, 107 — PETUCHOWSKI (unter KÖLLNER): Inaug.-Dissert. Berlin 1911. Vgl. auch die Unterscheidung von zwei Typen bezüglich relativer Reizbarkeit der Fovea bei Dunkeladaptation seitens W. DE W. ABNEY und W. WATSON: Philosophic. Trans. roy. Soc. Lond. A **126**, 91 (1916). Nur nebenbei sei bemerkt, daß die Annahme einer Koppelung von Farbensinntypus und Adaptationstypus durchaus nicht eine Zurückführung des ersteren auf den letzteren bedeutet (was TSCHERMAK niemals vertreten hat).

⁴ Bezügliche Versuche, welche A. TSCHERMAK (zit. Anm. 3) in Gemeinschaft mit A. BIRCH-HIRSCHFELD begonnen hatte, sind nicht bis zur Durcharbeitung eines genügend umfangreichen Materials gediehen und wurden daher nicht veröffentlicht. Aber auch NAGELS Widerspruch [Zusatz zu Helmholtz: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 298 (1911)] erscheint nicht detailliert belegt.

⁵ Analoges gilt von der auf Grund genauer Erfahrung an Einzelfällen, speziell seiner Familie, ausgesprochenen Mutmaßung A. TSCHERMAKS (Anpassung des Auges. Leipzig 1900; H.-D.-A. S. 703), daß die Adaptationsbreite im Alter abnehme. — COHEN: Klin. Mbl. Augenheilk. **44** (1), 120 (1906). Von einer bloß statistischen Untersuchung [WÖLFFLIN, E.: Graefes Arch. **61**, 524 (1905). — PETUCHOWSKI: Inaug.-Dissert. Berlin 1911] unter Zurückführung der Differenzen auf im Alter fortschreitende Linsenabsorption ist angesichts des zweifellosen Bestehens von zwei Adaptationstypen mit unbekanntem Häufigkeitsverhältnis keine Entscheidung zu erwarten.

⁶ KÖNIG, A. (mit E. DIETERICH): Z. Psychol. u. Physiol. **4**, 241, spez. 292 u. 317 (1893). — KRIES, J. v.: Ebenda **19**, 63 (1898); **50**, 117 (1916) — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 124 (1905) — Zusatz zu Helmholtz, Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 343 (1911). — WÖLFFLIN, E.: Z. Sinnesphysiol. **54**, 49 (1922).

⁷ NAGEL, W. A. (Untersuchungen mit dem Anomaloskop): Klin. Mbl. Augenheilk. **42**, 356, 369 (1904) — Z. Augenheilk. **17**, 201 (1907) — Z. Psychol. u. Physiol. **41**, 237, 319, 455 (1906) — Tigerstedts Handb. d. physiol. Methodik **3** II, 61 (1914). — KÖLLNER, H.: Zitiert auf S. 357. — LIEBERMANN, S. v. u. E. MARX: Z. Sinnesphysiol. **45**, 119 (1911). —

lichtsichtige und als *Deutanomale* (nach NAGEL)¹ extrem Rotsichtige (nach HESS), extrem Gelblichtsichtige. Diesen beiden scheinen in der Frequenzkurve gesonderte Nebenmaxima, und zwar die beiden äußersten, zu entsprechen. Die Protanomalien erscheinen einerseits durch Forderung einer relativ großen Menge roten Lichtes, die Deutanomalien durch analoge Forderung an grünem Lichte in der RAYLEIGHschen Gleichung charakterisiert. Daneben wird (von v. KRIES und NAGEL) für Protanomalie eine Minderung der Unterschiedsempfindlichkeit für den Farbenton homogener Lichter in der Gegend von L_{589} angegeben², die in Extremfällen bis zur Gleichsetzung von Spektralrot (671) und Spektralgelb (589) gehen kann, für (extreme) Deutanomalie eine analoge Minderung für Lichter zwischen 570 und 535 $\mu\mu$. In beiden Fällen ist die Einstellung der Rayleighgleichung mit gewissen homogenen Lichtern ganz unsicher. Das Vermögen der Erkennung von Farben ist bei Protanomalien herabgesetzt, nämlich erst unter größerem Gesichtswinkel (Erhöhung der Farbenfeldschwelle und der Farbenzeitschwelle — speziell GUTTMANN) und bei längerer Präsentationszeit möglich, hingegen wird die Kontrastleistung — speziell für Rot und Grün — als ungeachtet der Farbensinnschwäche an Stärke³ oder wenigstens an Schwelle⁴ gesteigert angegeben (vgl. unten S. 492). Andererseits wird (von HESS) für gewisse extrem Rotsichtige (nicht für relativ Rotsichtige überhaupt — vgl. ENGELKING⁵) — neben der Ungleichheit in der Rotlicht:Grünlichtrelation, und zwar im Sinne von Minderbedarf an ersterem oder Mehrbedarf an letzterem — Einschränkung der perimetrischen Grenzen für Rot-Grün bei Übereinstimmung (oder gar Überwertigkeit) jener für Gelb-Blau mit dem „Normalen“ sowie Minderung der Farbschwellenempfindlichkeit⁶ und der Kontrastempfindlichkeit für Rot-Grün, nicht aber für Gelb-Blau angegeben. Umgekehrt lautet sein Befund an extrem Grün-sichtigen auf Einschränkung der Gelbblaugrenzen, aber auch jener für Rot-Grün verglichen mit dem „Normalen“, ebenso auf Minderung der Farbschwellenempfindlichkeit für alle

HORST, VAN DER: Inaug.-Dissert. Amsterdam 1925. — ENGELKING, E.: Klin. Mbl. Augenheilk. **78**, Beil.-H., 209 (1927). — Betr. *Protanomalie* speziell: M. LEVY: Inaug.-Dissert. Freiburg 1903. — GESCHER, J.: Arch. Augenheilk. **96**, 72 (1925). — ROSENCRANTZ, C.: Z. Sinnesphysiol. **58**, 5 (1926). — Vgl. dazu methodisch auch C. HESS [Z. Augenheilk. **43**, 28 (1920) — Arch. Augenheilk. **86**, 222 (1920) — Erg. Physiol. **20**, 1, spez. 31 (1922)], welcher mit Recht nachdrücklich betont, daß das Anomaloskop nur etwa vorhandene „Rotgrünungleichheit“, d. h. das absorptive Verhalten anzeigt, hingegen keinen Aufschluß über „Farbenschwäche“, d. h. das sensitive Verhalten gibt, sowie F. SPECIALE-CIRINCIONE [Ann. Ottalm. **52**, 137 (1925)]. Nebenbei bemerkt, wäre m. E. das Anomaloskop durch die Möglichkeit abgestufter Weißbeimengung zur homogenen Gelbhälfte zwecks Vervollkommnung der Gleichung zu verbessern.

¹ Betr. *Deutanomalie* speziell J. v. KRIES: Z. Sinnesphysiol. **50**, 137 (1919) — Arb. z. Physiol. d. Sinnesorg., 5. H. Leipzig 1925. — LOTZE, H. (Deutanomaler): Inaug.-Dissert. Freiburg 1898. — REICHERT, F. (einseitig Deutanomaler): Inaug.-Dissert. Freiburg 1916. — Vgl. auch KÖLLNER, H.: Z. Sinnesphysiol. **43**, 163 (1909).

² ROSENCRANTZ (oben 1926) findet bei Protanomalien allgemein geringere Farbentonunterschiedsempfindlichkeit als bei einer „normalen“ Vergleichsperson, speziell in der langwelligen Spektralhälfte, und bei einem solchen höheren Grades Verschiebung der beiden Maxima von 580 und 490 nach 610 und 500, des Minimums von 525 nach 565 (vgl. oben S. 339). Vgl. auch G. F. GÖTHLIN: S. 912 (1926) — zitiert auf S. 357 Anm. 1.

³ NAGEL, W. A.: Klin. Mbl. Augenheilk. **42**, 356, 369 (1904) — Z. Sinnesphysiol. **41**, 262 (1907). — RAEHLMANN, E.: Pflügers Arch. **102**, 543 (1904). — GUTTMANN, A.: Z. Psychol. u. Physiol. **42**, 24, 250 (1907); **43**, 146, 199, 235, 296 (1908); Z. Psychol. **57**, 271 (1910). — LOHMANN, W.: Arch. Augenheilk. **82**, 104 (1917); **87**, 135 (1915). — S. auch — neben KOFFKA [Z. Sinnesphysiol. **43**, 123 (1908)], G. E. MÜLLER, F. SCHUMANN, St. BLACHOWSKI — G. F. GÖTHLIN: S. 929 (1926). — Vgl. aber auch den skeptischen Standpunkt von C. HESS: Erg. Physiol. **20**, 1, spez. 28 (1922).

⁴ KÖLLNER, H. (unter Betrachtung aller anomalen Trichromaten als farbenschwach): Ber. dtsh. ophthalm. Ges. **1911**, 245 — Sitzgsber. physik.-med. Ges. Würzburg **1915**, 1 — Arch. Augenheilk. **78**, 302 (1915); **81**, 1, 37 (1917); **84**, 177 (1919).

⁵ ENGELKING, E.: Klin. Mbl. Augenheilk. **74**, 68 (1925). Derselbe Autor deduziert auf Grund der vergleichenden Prüfung von Grundschwelle und Figurenschwelle auch einen Einfluß psychologischer Faktoren im Sinne der Gestaltentheorie auf die Farbenschwelle Anomaler (47. Vers. dtsh. ophthalm. Ges. 1928), jedoch erscheinen die Ergebnisse durch gleichzeitige Änderung der Aberrations- und Kontrastverhältnisse kompliziert (TSCHERMAK ebenda).

⁶ Dementsprechend kann ein extrem Blaulichtsichtiger (Protanomaler) entsprechend dem reinen Grün (500) bei kleinem Feld und etwas dunkeladaptiertem Auge geradezu einen Neutralpunkt aufweisen, auch bei der Eichung des Spektrums mit drei Lichtern (660, 550, 450) auskommen (ROSENCRANTZ).

Farben — neben der Ungleichheit im Sinne von Mehrbedarf an rotem und Minderbedarf an grünem Licht sowie im Sinne von Verkürzung des Spektrums am roten Ende (bis etwa 650 bis 645 μ) und Verschiebung des Helligkeitsmaximums nach dem kurzwelligen Ende (bei etwa 575 μ). In vielen Punkten erscheinen die beiden angeführten Beobachtungsreihen sehr wohl vereinbar. Daß auch unter den Partiellfarbenblinden, speziell innerhalb jedes der beiden Typen der Rotgrünblinden, erhebliche individuelle Unterschiede bestehen, sei nur nebenbei bemerkt¹.

Für das im vorstehenden kurz als „absorptiv“ und das als „sensitiv“ (oder „irritativ“) bezeichnete Verhalten muß wohl eine verschiedene Begründung gesucht werden, zumal da schon der Grad der Verknüpfung beider einigermaßen problematisch genannt werden darf. Gewiß schien es zunächst naheliegend, die absorptive Typenverschiedenheit auf Differenzen in einer elektiven Absorption der Lichter vor Erreichen der lichtempfindlichen Netzhautschicht — also an prä-receptorischer Stelle — zurückzuführen, und zwar in erster Linie an eine Differenz in der Maculapigmentierung zu denken (MAXWELL, HERING²). Kann doch das Verhalten eines Blaulichtsichtigen bei Lichtermischung durch Vorsetzen eines Gelbfilters weitgehend jenem eines Gelblichtsichtigen angeglichen werden! Allerdings mußte schon der Nachweis, daß sich die Typendifferenz, obzwar erheblich abgeschwächt, auch auf das extramaculare Sehen erstreckt (für BIEDERMANN und SINGER bei HERING, für anomale Trichromaten bestätigt von v. KRIES³, vgl. auch HESS 1920), jene Analogie als eine äußerliche erscheinen lassen, wenn auch die Heranziehung individueller Differenzen in der Absorption seitens der Linse noch möglich blieb. Nun wird aber — wenigstens in den Extremfällen, also bei den beiden Gruppen anomaler Trichromaten — für Binärhomogen- gleichungen, wie sie der „erweiterten RAYLEIGH-Gleichung“ entsprechen, nicht ein konstantes, sondern ein mit der Wellenlänge des Vergleichslichtes variierendes Verhältnis der roten und grünen Komponente — im Vergleich zu einer als normal betrachteten Person — gefordert (v. KRIES⁴). Auch fehlt im wesentlichen die Typendifferenz beim farblosen Dämmerungssehen (v. KRIES für anomale Trichromaten verglichen mit „normalen Farbentüchtigten“, NAGEL⁵ für gewöhnliche Vertreter der beiden Typen unter den Farbentüchtigten). Durch diese Feststellungen erscheint aber eine Zurückführung der individuellen Unterschiede auf irgendwelche prä-receptorische Absorption — wenigstens in der Hauptsache — ausgeschlossen (mit Recht von v. KRIES bereits 1897 betont⁶). Mit Einnahme dieses Standpunktes sei natürlich eine Beeinflussung des macularen Sehens durch Absorption seitens des Maculapigmentes, speziell für optische Gleichungen (vgl. S. 406), keineswegs bestritten; vielmehr sei — auf Grund vergleichender Prüfung der Helligkeit und des Gleicherscheins von Lichtern im intramacularen und extramacularen Gebiete — das Vorkommen

¹ Speziell betont von C. v. HESS (1922, S. 12), und zwar bezüglich des sensitiven Verhaltens, also bezüglich des Gelbblausinnes — mit dem Befunde, daß sowohl die Gesichtsfeldgrenzen als die Stärke der zentralen Farbenempfindlichkeit (wie auch die Unterschiedsempfindlichkeit für Wellenlängen speziell in der Nähe des neutralen Punktes, s. oben S. 337, 341) bei sog. Rotblinden in verschiedenem Grade unterwertig, bei sog. Grünblinden gleichwertig bis überwertig sind, verglichen mit dem mittleren Farbentüchtigen.

² E. HERING selbst [Lotos, N.F. 6, 142 (1885) auch sep.] hat bereits — neben der Annahme individueller Verschiedenheiten der Macula- und Linsenpigmentierung (S. 19, 47) für das absorptive Verhalten — noch Differenzen im Gelbblausinne statuiert (S. 46ff. des S. A.).

³ HERING, E.: Zitiert auf S. 356 Anm. 5, S. 43–44 des S. A. — KRIES, J. v.: Z. Psychol. u. Physiol. 19, 63, spez. 67 (1879).

⁴ KRIES, J. v.: Z. Psychol. u. Physiol. 19, 65 (1889); vgl. auch 13, 241 (1897). — LEVY, M.: Inaug.-Dissert. Freiburg 1903.

⁵ KRIES, J. v. u. W. A. NAGEL: Z. Psychol. u. Physiol. 12, 45 (1896). — KRIES, J. v.: Ebenda 13, 241, 473 (1897).

⁶ Vgl. dazu auch A. TSCHERMAK: H.-D.-A. spez. S. 793 (1902).

bezüglich der individueller Unterschiede unter den Farbentüchtigten¹, die vermutlich prinzipiell nicht in Zusammenhang mit der obigen Typenscheidung stehen, diese jedoch bei Beobachtungen im Maculagebiete komplizieren, ausdrücklich betont. Allerdings ist die Abgrenzung der beiden Faktoren (*präreceptorische* und *receptorische* Absorption) in der Zentralregion der Netzhaut schwierig, zumal da nicht bloß an macularer Pigmentierung, sondern auch im Photoreceptor regionale Unterschiede, speziell in Form eines zentrifugalen Gefälles, bestehen können (vgl. S. 351).

Da sich andererseits die Typendifferenz in erster Linie auf ein unverkennbar absorptives, von der Wellenlänge abhängiges Verhalten bezieht, darf wohl eine *Verschiedenheit im photochemischen Reizvermittler oder Photoreceptor*, und zwar zunächst eine *quantitative Differenz in den als Sehstoffe bezeichneten Absorbenten*, vermutet werden (TSCHERMAK²). Demgemäß würden die Gelblichtsichtigen einen relativen Mangel (oder eine geringere Lichtempfindlichkeit) an Blau- und wohl auch Grünsehtstoff, die Blaulichtsichtigen einen relativen Mangel an Gelb- und wohl auch Rotsehtstoff aufweisen; daneben dürfte — entsprechend der Differenz in der Helligkeitsverteilung des indirekt farblos gesehenen Spektrums (in den sog. Peripheriewerten) — noch ein Unterschied im Mengen- oder Beanspruchungsverhältnis des Weißsehtstoffes für das Tagessehen und des Weißsehtstoffes für das Dämmerungssehen bestehen. Da die Kurve der Farbsehtstoffe nicht so wie jene der manifesten Farbvalenzen im Spektrum an den Kardinalpunkten scharf abgegrenzt, sondern mehr weniger übereinandergreifend zu denken sind (wobei sich die Wirkungsgrößen auf den Rot- und den Grünsehtstoff mit ungleichem Vorzeichen algebraisch summieren — vgl. auch die Ausführungen im Kapitel „Theorie des Farbensehens“, läßt sich aus der obigen Voraussetzung auch die verschiedene Lage des Urgrüns bei den beiden Typen ohne weiteres erklären; bei Erniedrigung der Absorptionsordinaten des Gelbsehtstoffes — entsprechend der Blaulichtsichtigkeit — rückt eben der das Urgrün bezeichnende Gleichheitspunkt von Gelbsehtstoffordinate und Blausehtstoffordinate nach der langwelligen Seite. — Die Unterschiede im „sensitiven“ Verhalten seien auf die Rotgrün-erregbarkeit und die Gelbbauerregbarkeit des nervösen Anteiles bezogen, welcher erst durch den Photoreceptor bzw. durch die photochemische Veränderung der Sehstoffe in Erregung versetzt wird. Die Variation im absorptiven und im sensitiven Verhalten ist anscheinend nicht absolut zwangsläufig verknüpft, sondern nur relativ gekoppelt, worauf schon der Umstand hinweist, daß — speziell unter den Blaulichtsichtigen (ebenso unter den Partiellfarbenblinden, und zwar sowohl unter den sog. Rot- wie den sog. Grünblinden) — ohne entsprechend hochgradige Differenzen im absorptiven

¹ Vgl. speziell J. v. KRIES (mit der Angabe einer Reduktion von blauem Licht auf 31%, von grünem Licht auf 50% bei extrem starker Maculapigmentierung gegenüber 100% bei extrem schwacher und mit dem Schlusse, daß die Pigmentierung einerseits an Intensität, andererseits an Qualität — von rötlichgelbem bis zu grünlichblauem Farbenton — variere): Z. Psychol. u. Physiol. **13**, 284 (1897). — BREUER, M.: Ebenda **13**, 465 (1897). — KOHL-RAUSCH, A.: Ber. Physiol. **22**, 495 (1923). — Vgl. auch J. v. KRIES u. M. v. FREY (unter Zurückführung der zwischen ihnen bestehenden Differenzen der Lage komplementärer Lichter auf Verschiedenheit der Maculapigmentierung): Arch. (Anat. u.) Physiol. **1881**, 336. — Über analoge individuelle Differenzen innerhalb der beiden Typen der Rotgrünblinden vgl. J. v. KRIES: Zitiert auf S. 356 Anm. 5 und Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 136 (1905). — Über die Frage der Zurückführbarkeit individueller Differenzen der Dämmerungswerte auf Verschiedenheit der Maculapigmentierung vgl. H. STARK: Inaug.-Dissert. Freiburg 1897. — HESS, C.: Arch. Augenheilk. **63**, 164 (1909). — KRIES, J. v.: Zusatz zu Helmholtz' Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 342 (1911).

² TSCHERMAK, A.: H.-D.-A. spez. S. 795ff. — vgl. auch Pflügers Arch. **70**, 297, spez. 325 (1897); **82**, 559, spez. 588 (1900).

Verhalten sehr verschiedene Grade von Farbenempfindlichkeit, speziell Gelbblauerregbarkeit („Gelbblauwertigkeit“ im Sinne von HESS) vorzukommen scheinen (HESS¹ 1921). Jedenfalls gewähren gerade die individuellen Verschiedenheiten des Farbensinnes eine Stütze für die Unterscheidung von zwei Anteilen im optischen Apparat bzw. in der Netzhaut: erstens dem photochemischen Reizvermittler oder Receptor mit vier selbständigen Farbstoffen und zwei Weißsehfstoffen, zweitens dem nervösen Anteile mit zwei Paaren farbiger Erregbarkeit (TSCHERMAK).

Es ist hier nicht der Ort, die Frage zu behandeln, ob die Typenverschiedenheit unter den Farbentüchtigen und die Sonderung² der Partiellfarbenblinden bzw. der Rotgrünblinden in Daltonisten, sog. Rotblinde oder Protanopen und in sog. Grünblinde oder Deuteranopen einander entsprechen. HERING und seine Schüler³ (HESS, TSCHERMAK) vertreten eine solche Parallelisierung und betrachten die erstere Gruppe der Farbenblinden als blaulichtsichtige⁴, evtl. extrem blaulichtsichtige, die andere als gelblichtsichtige, evtl. extrem gelblichtsichtige Rotgrünblinde. Diese Analogisierung betrifft zunächst das absorptive Verhalten. Soweit auch hier eine Verknüpfung mit dem sensitiven Verhalten vorausgesetzt wird, wäre für die sog. Protanopen gleichzeitig Schwäche des Gelbblausinnes, für die sog. Deuteranopen Tüchtigkeit desselben — bei Mangel des Rotgrünsinnes in beiden Fällen — zu erwarten. Dies scheint wenigstens im allgemeinen tatsächlich zuzutreffen, indem sog. Rotblinde — in allerdings sehr verschiedenen Graden von „Gelbblauunterwertigkeit“ — engere perimetrische Gelbblaugrenzen und höhere Farbschwellen aufweisen als der „Normale“, sog. Grünblinde — in allerdings sehr verschiedener Abstufung — gleiche oder sogar weitere Grenzen und gleiche oder sogar niedrigere Schwellen als der „Normale“ [HESS (1920–1922)]. — Hingegen sehen J. v. KRIES⁵ und seine Schüler (speziell NAGEL) in der Sonderung der Partiellfarbenblinden, denen sie aber gleichfalls Rotgrünblindheit bzw. ausschließliche Gelbblauermpfindlichkeit zuschreiben, zwei verschiedene Reduktionsformen des Farbensinnsapparates — ohne Analogie zu der Typendifferenz unter den Farbentüchtigen. (Bezüglich des Näheren sei auf die Spezialdarstellung der Farbenblindheit verwiesen.)

2. Sättigung der Spektralfarben.

Die Eindrücke der kontinuierlichen Folge homogener Lichter, die Spektralfarben, besitzen einen hohen Sättigungsgrad. Ferner erscheinen alle urfarbigen Spektrallichter, isoliert betrachtet, satter wie jegliches Mischlicht gleichen

¹ C. HESS [Erg. Physiol. 20, 1, spez. 31 (1922)] neigt dazu — im Anschluß an HERINGS Erklärung gewisser Anomalien des Lichtsinnes —, die relative Rotsichtigkeit bzw. Rotungleichheit, neben welcher Über-, Normal- oder Unterwertigkeit für jede einzelne Farbe bestehen könne, zurückzuführen auf eine im Verhältnis zur Dissimilation unzulängliche Assimilation in den rotgrünempfindenden Teilen der Sehsubstanz.

² Diese ist nicht bloß wie bei den Farbentüchtigen durch Ermittlung des Urgrün bzw. der farblosen Stelle im Spektrum und der binären Herstellung von farblosem „Urrot“ oder „Urgrün“ sowie von Gelb in Form der RAYLEIGHschen Gleichung möglich, sondern auch durch Herstellung von (an Sättigung unvollkommen bleibenden) Gleichungen zwischen rotem und gelbem Licht (z. B. $m L_{670} = n L_{589}$) oder zwischen einem Binärgemisch von Spektralrot + Blau oder Violett und den einzelnen Lichtern des Spektrums (z. B. $m L_{670} + n L_{470} = o L_{700}$ bis 400).

³ HERING, E.: *Lotos* 1 (1880); 6 (1885). — HESS, C.: Zitiert auf S. 357. — TSCHERMAK, A.: H.-D.-A. S. 742ff. (1902).

⁴ Schon mit Rücksicht auf eine solche Parallelbeziehung von Farbentüchtigen und Rotgrünblinden möchte ich dem Terminus „Gelblicht- oder Blaulichtsichtigkeit“, welcher deutlich auf das absorptive Verhalten gegenüber Lichtern verschiedener Wellenlänge abzielt, den Vorzug geben vor dem HESSschen Terminus „Rot- oder Grünsichtigkeit [den bereits E. HERING (1885, S. 41) neben der von ihm bevorzugten Bezeichnung Gelb- und Blaulichtsichtigkeit verwendet]; ein rotsichtiger Rotgrünblinder bzw. „Grünblinder“ und ein grünsichtiger Rotgrünblinder bzw. „Rotblinder“ wären doch linguistische Paradoxa!

⁵ Später [Zusätze zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik 3. A. 2, 356 (1911)] hat dieser Autor allerdings für die beiden Formen der anomalen Trichromaten eine Übergangsstellung zu den beiden Formen der Dichromaten zugegeben und die Möglichkeit eines Ersetzens der Reduktionsauffassung der letzteren durch die Annahme einer extremen Modifikation oder Alteration gleicher Art wie bei den ersteren erörtert. Vgl. auch G. F. GÖTHLIN: Zitiert auf S. 357, Anm. 1; ferner H. ROENNE: *Acta ophthalm. (Københ.)* 1, 147 (1923).

Farbentones und gleicher Helligkeit: so ist auch ein aus rotem und grünem Spektrallicht gemischtes „Gelb“ bei optimaler Lichtstärke deutlich minder satt als ein durch homogenes Licht von optimaler Intensität erzeugtes Gelb und kann nur nach Zumischen von Weiß zu letzterem eine vollständige optische Gleichung geben (vgl. das später betr. Lichtermischung Ausgeführte, spez. S. 400). Ein gleiches gilt allem Anschein nach für alle mischfarbigen Spektrallichter, verglichen mit komplexen Lichtern von gleichem Farbenton: nur eine Mischung aus urgelbem und urgrünem bzw. aus urgrünem und urblauem Spektrallicht erreicht die Sättigung eines Spektrallichtes von gleichem Farbenton, so daß es zur Herstellung einer vollständigen Gleichung keiner Weißbeimischung bedarf; nie jedoch übertrifft die Mischung das Spektrallicht an Sättigung (GOLDMANN¹). Das Vorurteil, als ob sattere Farbstufen als durch Spektrallichter durch gewisse Pigmentlichter zu produzieren wären, wird dadurch hervorgerufen, daß wir gewohnt sind, die Spektrallichter bei relativ hoher Intensität und auf relativ kleinem Feld, also unter Begünstigung von Weißverhüllung infolge Fehlens eines erheblichen Binnenkontrastes, die gemischten Reflexionslichter, speziell von Pigmenten, bei relativ niedriger Lichtstärke bzw. in relativ dunkler Nuance und bei mäßiger Helligkeit zu betrachten. Dazu kommt an farbigen Naturkörpern der Eindruck des Opaken, Körperlichen sowie des Kornes.

Die Frage, ob die verschiedenfarbigen, speziell die urfarbigen Eindrücke spektraler Lichter *dieselbe* Sättigung besitzen oder nicht, ist schwer zu beantworten, schon deshalb, weil nicht alle Regionen bei einer gegebenen Intensitätsstufe der spektral zerlegten Lichtquelle gerade das Sättigungsoptimum erreichen. Dem Anschein nach wäre man geneigt, folgende Reihung an Sättigung vorzunehmen: Violett, Blau, Rot — Grünblau, Orange — Grün, Gelb (HELMHOLTZ²). Die Merkmalsgrenze für Beimengung farblosen Lichtes ist, wie bereits erwähnt (S. 350), in den einzelnen Regionen des Spektrums deutlich verschieden (VIERORDT³); doch ist darin weniger ein Charakterisierungsmaß für die Verteilung der Sättigung als für die der Helligkeit gegeben. Dementsprechend stimmt die Wertreihe für Sättigungsdifferenz mit jener für Eindruckshelligkeit bei direktem Vergleich (sowie mit jener für foveale Schwellen — vgl. S. 370) recht annähernd überein (KÖHLRAUSCH⁴).

Wäre die Sättigung innerhalb eines Spektrums gleichmäßig verteilt, so ergäbe sich, wenn man schematisierend das Eigengrau vernachlässigt, also Sättigung = f (Farbvalenz: Weißvalenz) setzt, die Forderung, daß Farbvalenz und Weißvalenz im ganzen Spektrum in einem konstanten Verhältnis stünden ($FV:WV = k$), d. h. an jeder Stelle die Summe der farbigen Valenzen eine der Weißvalenzkurve proportionale Additionskurve ergäbe. Bei der Wahrscheinlichkeit der Lage des Maximums der Weißvalenzkurve für das Hellauge im Gelb, eines steilen Gefalles im roten und eines minder steilen im grünen und blauen Spektralbezirke ergäbe sich ein hoher Gipfel bei etwa 570 und eine breite Basis (700 bis etwa 500) der Gelbvalenzkurve, ein relativ niedriger Gipfel (bei etwa 470) und eine schmale Basis (500 bis 400) der Blauvalenzkurve, so daß zur Erfüllung der Forderung der Flächengleichheit beider (angesichts des angenähert weißen Charakters des unzerlegten Tageslichtes!) eine gegenüber dem tatsächlichen Farbtongefälle wenig wahrscheinliche Form der Kurven abgeleitet werden müßte. Demnach mag ein Sättigungsplus von Spektralblau gegenüber Spektralgelb, also eine ungleichmäßige Sättigungsverteilung im Spektrum, als wahrscheinlicher bezeichnet werden.

¹ GOLDMANN, H. (unter A. TSCHERMAK): Pflügers Arch. **194**, 490 (1922).

² HELMHOLTZ, H. v.: Physiol. Optik, 1. Aufl., 278, 280; 3. Aufl., **2**, 107, 108. — Auf Grund theoretischer Ableitungen aus der Dreikomponententheorie bzw. den sog. Grundempfindungskurven nach KÖNIG und DIETERICI gelangt A. KLUGHARDT [Z. techn. Physik **8**, 299 (1927)] zur Annahme, daß in den Spektralregionen 700–600 und 430–400 volle Sättigung bestehe, während zwischen 500 und 495 ein Minimum liege.

³ VIERORDT, K.: Pogg. Ann. **137**, 200 (1869); **140**, 172 (1870) — Die Anwendung des Spektralapparates. Tübingen 1871.

⁴ KÖHLRAUSCH, A.: Pflügers Arch. **200**, 210 (1923).

Daß die jeweiligen Kardinalpunkte des Spektrums mit hoher Genauigkeit Maxima an Sättigungsdifferenz entsprechen (GOLDMANN), wird später (S. 402) noch eingehend darzulegen sein. Gewiß könnten trotzdem die Sättigungsmaxima im Spektrum von den Sättigungsdifferenzmaxima und damit von den Kardinalpunkten verschieden sein, doch besteht — zunächst wenigstens — kein Grund für die Annahme einer solchen Komplikation. Auch die Tatsache sei angeführt, daß das aus Spektralrot und Violett bzw. Blau gemischte Purpur deutlich an Sättigung zurücksteht gegenüber Spektralrot allein, und daß letzteres zum beiläufigen Ausgleich eines gewissen Zusatzes von farblosem Licht bedarf — wenn auch natürlich der Unterschied im Farbenton den Vergleich erschwert (TSCHERMAK). Andererseits könnte man es geradezu bezweifeln, daß die durch homogene Lichter ausgelösten Empfindungen über die Beimengung des fortbestehenden Eigengraus hinaus einen farblosen „Anteil“ besitzen. Doch läßt sich zeigen, daß sehr wohl überhaupt noch sattere Eindrücke als durch ein Spektrallicht auf gleichmäßigem Feld möglich sind, und zwar unter dem Einfluß des simultanen und des sukzessiven Kontrastes. So wird ein von Spektralgelb erfülltes Feld deutlich satter, wenn es plötzlich als Infeld einer BUNSEN-LUMMERSchen Anordnung von einem Blaulichtring als Umfeld umrandet wird. Ebenso erscheint die Randzone oder gar ein vorspringender Winkel in der Trennungslinie zwischen einem spektralgelben und einem spektralblauen Halbfelde (eines Spektrallichterapparates) deutlich noch satter als der abliegende Anteil (TSCHERMAK). Analoge Unterschiede ergeben sich in den durch längere Betrachtung erzeugten Nachbildern — ebenso wenn man den Blick nachträglich so weit verlagert, daß das blaue Nachbild der Gelbhälfte nunmehr zum Teil auf die Blauhälfte zu liegen kommt oder umgekehrt. Ganz allgemein läßt vorausgeschickte Fixation eines beispielsweise gelben Spektralfeldes, also farbige Adaptation, eine nachträglich betrachtete gegenfarbige, beispielsweise blaue Homogenlichtfläche deutlich satter erscheinen (HELMHOLTZ¹).

Diese einfachen Tatsachen sind von grundsätzlicher Bedeutung, da sie zur Vorstellung führen, daß auch die satten Eindrücke spektraler Lichter — wenigstens unter gewöhnlichen Beobachtungsverhältnissen, also bei Fehlen von Verstärkung der Farbe durch Kontrast — eines farblosen „Nebenanteiles“ neben dem farbigen „Hauptanteil“ nicht entbehren, während bei gemischtem Lichte der erstere bis zu weitestgehender Unsattheit oder Verhüllung der Farbe mehr und mehr in den Vordergrund treten kann. Grundsätzlich erweist sich jedoch diese Eigentümlichkeit bzw. die Empfindungsqualität *Sättigung* nicht als Prärogative komplexer Lichter, sondern andeutungsweise bereits als Effekt auch homogener Lichter. Der Besitz eines farblosen „Anteiles“ bzw. eine gewisse Verhüllung der Farbe selbst *ist grundsätzlich nicht auf Beimengung von unzerlegtem „weißen“ Licht zu beziehen, sondern jedem Lichteffekt an sich eigentümlich*, wenn auch bei nicht besonders hohen Lichtstärken erst die Beimengung unzerlegten, nichtelektiv geschwächten Lichtes — besonders durch Oberflächenreflexion an farbigen Naturkörpern — zu erheblichen Verhüllungsgraden für das helladaptierte Auge führt (vgl. S. 305). Beim Dämmerungsssehen des dunkeladaptierten Auges ist hingegen die Verhüllung auch für Spektralfarben eine maximale. Obiger Schluß ist übrigens bereits aus dem Verhalten der Sättigung und Nuance spektraler wie komplexer Lichter bei wachsender Intensität herzuleiten (vgl. S. 347).

So sind wir darauf vorbereitet, grundsätzlich in jedem farbigen Gesamteindruck neben dem einfachen oder doppelartigen „Farbanteil“ einen farblosen „Anteil“ zu unterscheiden und, allgemein gesprochen, nicht bloß für das Dunkel-

¹ HELMHOLTZ, H. v.: *Physiol. Optik*, 1. Aufl., 293, 370; 3. Aufl., 2, 122, 207. — AUBERT, H.: S. 517 (1876).

auge, sondern auch für das Hellauge jedem farbigen Lichte — gleichgültig, ob es physikalisch homogen oder komplex ist — neben dem farbigen Reizwert eine Weißvalenz zuzuschreiben, welche der gleichzeitigen Verweißlichung oder Erhellung des fortbestehenden Eigengraus entspricht. Wir gelangen so durch systematische Empfindungsanalyse zur *Lehre von der Doppelwirkung farbiger Lichter auf das Auge*, in welcher m. E. der Kernpunkt von HERINGS Lehre vom Farbensinn gelegen ist. Dieselbe wird gleich dadurch erhärtet, daß für das Dunkelauge die Spektrallichter bei wachsender Lichtstärke mit Überschreiten des zweiten Schwellenwertes¹ nicht mehr rein farblos, sondern farbig erscheinen, jedoch relativ unsatt, als ob sie von einem Hellauge gesehene farbige Lichter mit beigemengtem weißen Lichte wären (vgl. S. 324). Auf die Frage der Verteilung der Weißvalenzen im Spektrum für das Hellauge sei jedoch erst später eingegangen.

Dem Vorstehenden zufolge sind Spektralfarben zwar bei optimaler Lichtstärke die sattesten und werden nicht von den Eindrücken irgendwelcher Lichtgemische an Sättigung übertroffen. Dennoch darf es als zweifellos bezeichnet werden, daß ihnen in gewissem Ausmaße noch ein farbloser „Anteil“ zukommt.

Neben der Totalsättigung kann man von *Partiarsättigung* sprechen und darunter die relative Größe eines bestimmten urfarbigen „Anteiles“ in einer Serie verwandter Farbentöne verstehen — so die relative Größe des Gelbanteiles ($Ge : [Ge + R + W + S]$ oder $Ge : [Ge + Gr + W + S]$) in der Serie der gelblichen Spektralhälfte oder in der gelblichen Hälfte des Farbentonkreises. Die entsprechende Kurve ist im wesentlichen (doch unter gleichzeitiger Abhängigkeit von der andersfarbigen Valenz sowie von der Weißvalenz!) der charakteristischen Verteilung der sog. Gelbvalenzen analog, welche in den Spektren verschiedener Lichtquellen verschieden ist. Es ist nicht notwendig, daß das Maximum der Partiarsättigung — ebenso der Gipfelpunkt der Gelbvalenzkurve — in einem beliebigen Spektrum gerade genau mit einem der drei urfarbigen Kardinalpunkte zusammenfällt, wenn auch keine erheblichen Abweichungen zu erwarten sind.

3. Die Helligkeitsverteilung im Spektrum für das Hellauge bzw. beim Tagessehen.

Das von einem Hellauge — bzw. beim Tagessehen — farbig gesehene Spektrum, dessen Lichter bei wachsender Intensität hier sofort farbig über die Schwelle treten, zeigt eine sehr verschiedene Verteilung der Helligkeit gegenüber dem von einem Dunkelauge unterhalb einer gewissen Intensität farblos gesehenen Dämmerungsspektrum. Auch im Hellspektrum geht dieselbe keineswegs der Energieverteilung parallel². Sowohl das Hell- wie das Dunkelauge ist ein selektiver, kein gleichmäßiger Absorbent, Receptor und Reagent! Die subjektive Helligkeit eines farbigen Lichteindruckes ist nicht einfach der objektiven Lichtstärke parallel zu setzen; sie stellt überhaupt nicht eine einfache Funktion derselben dar, da gleichzeitig der Zustand, die beobachtende Stelle des Auges und der kontrastive Einfluß der Umgebung, wohl auch die Farbigkeit als solche Einfluß nimmt (vgl. S. 309). Gleichheit an subjektiver Helligkeit bedeutet sowohl bei verschiedenfarbigen Lichtern als auch bei Lichtern von gleicher Farbe, aber verschiedener physikalischer Beschaffenheit (ob homogen oder komplex oder verschiedenartig komplex), ja sogar bei farblosen Lichtern verschiedener Zusammen-

¹ Betr. Verhalten der Farbschwelle bei Dunkeladaptation vgl. unten S. 446.

² PAULI, W. E. u. R. PAULI (mit der Feststellung, daß $L_{660} \mu\mu$ bei subjektivem Gleichhellerscheinen mit $L_{546} \mu\mu$ objektiv das 960fache an Energie aufweist): Ann. Physik **41**, 812 (1913) — Physiol. Optik, spez. S. 18ff. Jena 1918. — Vgl. auch E. L. NICHOLS: Physic. Rev. **21**, 147 (1905). — KRÄUP, H.: Physisch-ophthalm. Grenzprobleme. Leipzig 1906.

setzung durchaus nicht Gleichheit an objektiver Lichtstärke! Dementsprechend sind auch die Charakterisierungszahlen an Normalkerzen- oder Luxeinheiten, welche auf Grund von Photometrie, d. h. von Herstellung bloßer Helligkeitsgleichheit, gewonnen wurden, *nicht vergleichbar*, sobald sie sich auf Lichter *verschiedener* physikalischer Natur (Wellenlänge, Zusammensetzung) beziehen — gleichgültig, ob verschiedenfarbige Lichter miteinander oder auch mit demselben weißen Lichte, ja selbst ob farblose Lichter von *verschiedener* Zusammensetzung untereinander verglichen wurden. Photometrische Äquivalenzcharakteristik gestattet nur bei Gleichartigkeit der verglichenen Lichter (vgl. S. 380, 397), keineswegs jedoch bei Verschiedenartigkeit derselben, eine indirekte Intensitäts- oder Energiemessung. Die übliche sog. Helligkeitsmessung von beliebigen Lichtquellen in N.K. oder Lux bedeutet nur eine Charakteristik nach Gleichheit im Helligkeitseffekt (zudem in Abhängigkeit vom Zustande des Auges!), nicht nach Gleichheit im Energiewerte! Es ist wichtig, sich diese Beschränkung immer vor Augen zu halten — beispielsweise beim Vergleich von Zahlen in N.K. oder Lux für Reizschwellen, für Empfindungszeiten u. dgl.

Die subjektive Helligkeit an sich ist nicht meßbar, sondern nur durch Intensitätsstufen eines Vergleichslichtes, welche jeweils den Eindruck gleicher Helligkeit machen, also effektgleich sind, charakterisierbar. Da der Helligkeitsvergleich zwischen verschiedenfarbigen Lichtern zwar möglich, aber weit schwieriger und unsicherer ist als zwischen farbigem und weißem Lichte, pflegt man nun Gleichungen mit einem farblosen Vergleichslicht herzustellen und daraus eine Äquivalenzkurve abzuleiten, deren Ordinaten Intensitätsstufen eines und desselben Lichtes bedeuten. Die Charakterisierung der Helligkeitsverteilung in dem vom helladaptierten Auge farbig gesehenen Spektrum einer bestimmten Lichtquelle geschieht durch „*heterochromatische Photometrie*“¹. Unter den Methoden derselben kommt zunächst in Betracht (Nr. 1) die direkte vergleichende Feststellung der subjektiven Eindruckshelligkeit auf Halbfeldern oder in einer Fleckanordnung (In-Umfeldmethode nach BUNSEN-LUMMER²). Man erhält dabei

¹ Vgl. die übersichtlichen Darstellungen bei A. TSCHERMAK: H.-D.-A. (1902). — BRÜCKNER, A.: Pflügers Arch. **98**, 90 (1903). — HESS, C.: Methodik S. 253. — KOHL-RAUSCH, A.: Pflügers Arch. **200**, 16 (1923).

² FRAUNHOFER, J.: Denkschr. Bayer. Akad. **1815**, 193 — Ges. Schriften **1888**, 1 (vgl. damit K. VIERORDTS Bestimmungen, zitiert auf S. 350, Anm. 1). — DOVE, H. W.: Pogg. Ann. **114**, 145 (1861). — MACÉ DE LEPINAY, J. u. W. NICATI: Ann. Chim. et Phys. (5) **24**, 284 (1881). — CROVA: Ebenda **6**, 528 (1885). — ABNEY, W. DE W. (u. FESTING) (Bogenlampe): Philosophic. Trans. roy. Soc. **1886—1899**; (u. W. WATSON) ebenda **A 216**, 122 (1916). — PARINAUD, H. (Auerlicht): Arch. d'Ophthalm. **6**, 196 (1886). — HAYCRAFT, J. B. (Gaslicht): J. of Physiol. **21**, 126 (1897). — HILLEBRAND, F. (Sonnenlicht und Gaslicht): Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **98**, 70 (1889). — KÖNIG, A. u. RITTER (Gaslicht, und zwar Triplexbrenner): Helmholtz-Festschrift **1891**, 350 (rechnerisch ausgewertet bei NUTTING: Philosophic. Mag. **1913**, 715; **1915**, 304). — KÖTTGEN, E. (ebenso): Wiedem. Ann., N. F. **53**, 793 (1894). — TONN, E. (Gaslicht — Max. 600 bzw. 527): Z. Psychol. u. Physiol. **7**, 279 (1894). — RIVERS: J. of Physiol. **22**, 137 (1897). — TSCHERMAK, A. (Auer-Gaslicht): Pflügers Arch. **82**, 559 (1900). — STUHR, J.: Inaug.-Dissert. Kiel 1908. — THÜRMEI, E.: Ann. Physik **33**, 1154 (1910). — IVES, H. E. (unter Vergleich verschiedener Methoden): Philosophic. Mag. **24**, 149 (1912); **28**, 708 (1914); **31**, 29 (1916). — WATSON, W. (unter Nachweis individueller bzw. typenmäßiger Unterschiede in der Helligkeitsverteilung): Proc. roy. Soc. Lond. **A 88**, 410 (1913); **A 90**, 443 (1914). — STENHOLM, T.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **35**, 315 (1918). — HYDE, E. P., W. E. FORSYTHE u. F. E. CADY (Kleinstufen- sowie Flimmermethode): Abstr. Bull. Nela Research. Labor. Cleveland, Ohio **1**, 374 (1922), auch Astrophysic. J. **42**, 285 (1915); **48**, 65 (1918). — LAURENS, H. (mit H. P. HOOKER): Amer. J. Physiol. **44**, 504 (1917); **59**, 462 (1922); **67**, 342 (1924). — LARSEN, H. (Auer-Gaslicht — Vergleich mit L_{540}): C. r. Soc. Biol. **86**, 466, 468 (1922). — REEVES, P. (Flimmer- und Vergleichsmethode am Acetylenlichtspektrum): Philosophic. Mag. **35**, 174 (1918). — BENDER, M. (Schärfen- und Flimmermethode): Z. Sinnesphysiol. **50**, 1

eine Wertreihe, welche — bei Gleichhalten der Beobachtungsbedingungen — mit der Spektralkurve der fovealen Schwellenwerte (Nr. 2 — BOSWELL, KOHLRAUSCH¹), auch mit jener der Empfindlichkeitswerte für Sättigungsdifferenzen (Nr. 3 — vgl. S. 350) sehr angenähert übereinstimmen. Nur generelle Ähnlichkeit, nicht glatte Übereinstimmung, ergeben hingegen die anderen Methoden der Helligkeitscharakteristik (obige Scheidung nach KOHLRAUSCH²). Unter diesen nehmen wieder die „farbenauslöschenden Verfahren“ (v. KRIES³) eine Sonderstellung ein — nämlich die Ermittlung der Helligkeit beim Farbloserscheinen sonst farbiger Lichter bei Verkleinerung der Lichtfläche (Nr. 4)⁴ oder der Darbietungszeit (Nr. 5) sowie bei Vergrößerung des Bildabstandes vom Netzhautzentrum (Nr. 6)⁵: die Minimal-Feldhelligkeiten, Minimal-Zeithelligkeiten und die Peripheriewerte stimmen weitgehend untereinander überein (vgl. S. 355 und 356) und weichen von der Kurve für direkte heterochromatische Eindrucks-helligkeit dadurch ab, daß speziell die langwelligen Ordinaten etwas tiefer liegen (vgl. Abb. 142). Dieser zweiten Gruppe stehen die Ergebnisse der indirekten Methoden heterochromatischer Photometrie nahe, welche Leistungen des zeitlichen oder räumlichen Unterscheidungsvermögens betreffen, die mehr oder weniger von der subjektiven Helligkeit abhängen⁶. Es sind dies die Flimmergrenze oder Flimmerhelligkeit⁷ (Nr. 7 in verschiedenen Spezialformen⁸ vgl. S. 439 — speziell bestimmt am LUMMER-PRINGSHEIMschen Spektralflicker-

(1919). — HOLM, E. (mit Max. bei 570 für hell- und 530 $\mu\mu$ für dunkeladaptierte Fovea): Graefes Arch. **108**, 1 (1922). — FERREE, C. E. u. G. RAND (Resultate der Flimmer- und Vergleichsmethode bei entsprechend kurzer Exposition): Amer. J. Physiol. **36**, 171, 188 (1925). — SLOAN, L. L. (unter FERREE u. RAND — Vergleichsmethode am Spektrum des Nernstlichtes und der Wolframlampe unter gesonderter Variation von Lichtstärke, Zustand, Feldgröße): Psychologic. Monogr. **28**, 1 (1928).

¹ KOHLRAUSCH, A.: (Nernstlichtspektrum mit Max. 590): Ber. Physiol. **3**, 589 (1920) — Pflügers Arch. **200**, 210, 216 (1923) — Tab. Biol. **1**, 305 (1925). — Bezüglich Differenz der fovealen Schwellen- und der Flimmerwerte s. auch G. ABELSDORFF, W. DIETER, A. KOHLRAUSCH: Pflügers Arch. **196**, 118 (1920).

² KOHLRAUSCH, A.: Pflügers Arch. **200**, 214 (1923).

³ Vgl. dazu J. v. KRIES: Zusatz zu Helmholtz' Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 349 (1910) — Naturwiss. **11**, 461 (1923) sowie A. KOHLRAUSCH: Tab. Biol. **1**, 305 (1925).

⁴ SIEBECK, R.: Z. Sinnesphysiol. **41**, 89 (1907).

⁵ ZAHN, A.: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. **46**, 287. 1912. — Die Differenz der zentralen wie parazentralen Werte der farbigen Eindrucks-helligkeit und der Peripheriewerte hat zuerst TSCHERMAK (zitiert auf S. 377) erwiesen.

⁶ Vgl. dazu noch G. MARTIUS: Beitr. Psychol. u. Physiol. **1**, 95 (1896). — BRÜCKNER, A. (Substitutionsmethode): Pflügers Arch. **98**, 90 (1903). — Gleichheit der Unterschiedsempfindlichkeit für eine Serie von Graustufen bei Beobachtung einmal durch eine farbige, dann durch eine graue gefensterte Scheibe (mit gleich großem Ausschnitt) verwertet R. MATTHAEI als Index für gleiche Helligkeit beider Scheiben [Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **46**, 183 (1926)].

⁷ Über den Grund für die Nichtübereinstimmung zwischen den Werten bei direktem Helligkeitsvergleich und den Flimmerwerten (mit Verzögerung der Gesichtsempfindung) vgl. C. E. FERREE u. G. RAND: Amer. J. Physiol. **35**, 190, 209 (1924). — Siehe auch F. P. BOSWELL: Z. Sinnesphysiol. **42**, 310 (1903). KOHLRAUSCH, A.: Pflügers Arch. **200**, 216 (1923).

⁸ WHITMANN: Physic. Rev. **1896**, 241. — POLIMANTI, O.: Z. Psychol. u. Physiol. **19**, 263 (1897). — v. KRIES: Abh. z. Physiol. d. G.-E. H. **2**, 82 (1902). — LUMMER, O.: J. Gasbel. **48**, 327 (1903). — v. VOSS: Naturwiss. **2**, 790 (1903). — MALTZEW, C. v.: Z. Sinnesphysiol. **43**, 76 (1909). — LANGFELD, H. S.: Z. Psychol. **53**, 113 (1909). — ALLEN (Max. bei 598): Philosophic. Mag. **21**, 604 (1911). — PAULI, R.: Z. Biol. **60**, 311 (1913). — Naturwiss. **2**, 976 (1913). — COBLENTZ, W. W. u. EMERSON: Bull. Bureau of Stand. **14**, 167, 255 (1918) — Physic. Rev. (2) **15**, 324 (1920). — HARTMANN: Astrophysic. J. **47**, 83 (1918). — Betr. *Flimmerphotometrie*: BENDER, H. (Flimmer- und Sehschärfenmethode, Nernstlicht): Z. Sinnesphysiol. **50**, 1 (1919). — GIBSON u. TYNDALL: Proc. opt. Soc. Amer. **1922**. — Vgl. ferner obige Zitate von IVES, HYDE, REEVES, KOHLRAUSCH, FERREE u. RAND, ferner unten S. 439 Anm. 2 und 440, Anm. 2.

photometer¹⁾, ferner die Sehschärfe² (Nr. 8), endlich der Stereowert (Nr. 9) nach der Methode der kreisenden Marke³. Einen graphischen Vergleich zwar nicht der unmittelbaren Ergebnisse, wohl aber der für das isenergetische Spektrum abgeleiteten Empfindlichkeitskurven nach der 1., der 4. sowie der 7. bis 9. Methode, vom gleichen Beobachter (KOHLRAUSCH) gewonnen, bietet die spätere Abb. 142, S. 375. M. E. geben die nach der 1. Methode unter günstigsten Bedingungen (Lochmethode, Übung) gewonnenen Werte — selbst bei größerer Schwankungsbreite — die zuverlässigste Charakteristik der Gesamthelligkeit und gestatten einen bedeutsamen Vergleich mit den unter gleichen Verhältnissen ermittelten, wesentlich der Helligkeit der farblosen Komponente entsprechenden Peripheriewerten (vgl. unten S. 381).

Ferner sei geboten — in Ergänzung der bereits oben in Abb. 126, S. 329, gegebenen Darstellung der Energieverteilung im Dispersions- wie im Normalspektrum — ein Diagramm der Wertreihen, welche KÖNIG nach der (1.) Methode des direkten Vergleiches gewonnen hat, einerseits bei vollem Tagesehen „auf der höchsten Intensitätsstufe (H)“ (für das Spektrum des Gaslichtes bei zentraler Beobachtung ohne Rücksicht auf den Adaptationszustand¹⁾), andererseits bei Dämmerungssehen „auf der niedrigsten, der Schwelle entsprechenden Intensitätsstufe (S)“ (Abb. 139), dann die Stereowertreihen für das Spektrum des Petroleumlichtes von PULFRICH (Abb. 140), speziell zum Vergleich der berechneten Empfindlichkeitskurve nach KÖNIG und nach PULFRICH, ferner die Kurven HILLEBRANDS (nach der 1. Methode) für das Tagesehen und das Dämmerungssehen des Farbentüchtigten und des sog. Rotblinden oder Protanopen (Abb. 141).

Von besonderer Art sind zwei weitere Verfahren: einerseits (Nr. 10) die vergleichende Charakterisierung der relativen Helligkeit verschiedenfarbiger Lichter auf Grund der Helligkeitsausgleichung, welche zwischen dem farbigen Lichte und einer Mischung desselben mit einer geringen Menge weißen Lichtes vorgenommen wird. Der Simultanvergleich betrifft hierbei nur etwas verschieden gesättigte Felder bei übereinstimmendem Farbenton (Helligkeits-

¹ THÜRMELE, E.: Ann. Physik **33**, 1139 (1910). — BENDER, H.: Z. Sinnesphysiol. **50**, 1 (1919).

² Betr. *Sehschärfenmethode*: LANGLEY, S. P.: Philosophic. Mag. V **27**, 1 (1889). — BENDER, M. (Vergleich mit Flimmermethode, Nernstlicht): Z. Sinnesphysiol. **50**, 1 (1919). — KOHLRAUSCH, A.: Pflügers Arch. **200**, 210, 216 (1923). — Die Verschiedenheit der Sehschärfe für verschiedenfarbige Lichter hängt zweifellos in erster Linie von deren relativer subjektiver Helligkeit ab. Ob daneben noch ein spezifischer Einfluß der Wellenlänge oder Farbe des Lichtes anzunehmen ist, so daß für verschiedene Lichtarten auch bei subjektiver Helligkeitsgleichung eine Differenz im Auflösungsvermögen bestünde, bleibe vorläufig dahingestellt; jedenfalls wäre ein solcher von geringem Betrage. A. KÖNIG [Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **26** (1897) — Ges. Abh. S. 378 (1913)] hat auf Grund der Beobachtungen von W. UTHOFF [Graefes Arch. **32** (1), 171 (1886); **36** (1), 33 (1890)] die Formel aufgestellt: $S = a (\log B - \log C)$, in welcher der Faktor a von der Wellenlänge abhängt, B die Beleuchtungsintensität bedeutet, C dem Helligkeitwert des benutzten Lichtes umgekehrt proportional ist. Für einen Einfluß der Wellenlänge bzw. Farbe haben sich ausgesprochen A. BOLTONOW: Z. Sinnesphysiol. **42**, 459 (1908). — RICE (für Grün oder Blau < Rot): Arch. of Psychol. Nr 20, 59 (1912). — PAULI, R. (für Grün oder Blau < Rot < Gelb): Z. Biol. **58**, 17 (1912); **60**, 311 (1913). Naturwiss. **1918**. — Siehe auch W. UTHOFF: Graefes Arch. **36** (1), 33 (1890) — Z. Psychol. u. Physiol. **7**, 177 (1894). — SILFVAST: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **20**, 411 (1908). — LOESER, L.: Graefes Arch. **69**, 479 (1909). — MERKULOWITSCH: Inaug.-Dissert. Petersburg 1910. — HOFMANN, F. B.: Raumsinn S. 46 (1920). — KOHLRAUSCH, A.: Pflügers Arch. **200**, 210 (1923). — SCHNEIDER, O.: Dtsch. opt. Wschr. **10**, 465, 480, 498 (1924). Betreffs Abhängigkeit von Sehschärfe und Beleuchtung vgl. das unten S. 388 ff. Angeführte.

³ PULFRICH, C. (Petroleumlichtspektrum): Naturwiss. **10**, 553 (1922) — Die Stereoskopie im Dienste der Photometrie und Pyrometrie. Berlin 1923. — Über die Beschränkung des Parallelismus von Stereowert und Helligkeit auf das helladaptierte Auge vgl. das Kap. Raumsinn.

charakterisierung ohne heterochromatische Photometrie nach F. EXNER¹). Auf der anderen Seite (Nr. 11) wurde eine Charakterisierung der Helligkeitsverteilung im Spektrum versucht durch das Helligkeitsverhältnis von je zwei Lichtern mit festem mäßigen Wellenlängenunterschied (etwa $\pm 9 \mu\mu$), bezogen auf die Helligkeit der symmetrisch davon eingefassten Strahlung. Die Helligkeitsausgleichung erfolgt hiebei zwischen zwei Feldern von nur wenig verschiedenem Farbenton (F. EXNER²). Die Ergebnisse dieser beiden Methoden bedürfen erst des systematischen Vergleiches mit den oben erwähnten Verfahren.

Bei der heterochromatischen Photometrie mag das eine Mal wesentlich die Totalhelligkeit des farbigen Eindruckes, das andere Mal wesentlich die in der Nuance zum Ausdruck kommende Partialhelligkeit des farblosen Empfindungsanteiles bzw. die Weißvalenz des farbigen Lichtes in Betracht kommen. Ganz speziell gilt das letztere für die Peripheriewerte, welche sich auf Grund der relativen Farbenblindheit im indirekten Sehen bestimmen lassen (v. KRIES, TSCHERMAK); dieselben dürfen nicht einfach als Charakteristik der für das zentrale oder parazentrale Sehen geltenden Gesamthelligkeitsverteilung, welche in charakteri-

stischer Weise davon abweicht, behandelt werden³ (TSCHERMAK — vgl. S. 381, Abb. 144).

¹ EXNER, F.: Sitzsbericht Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa **127**, 1829, spez. 1845 (1918); **129**, 27, spez. 32 (1920), wobei als physikalisches Maß der Helligkeit oder des Weißwertes das Größenverhältnis eines farbigen und eines weißen Sektors angesetzt wird, deren Zusatz eine Helligkeitssteigerung gleicher Größe ergibt ($\beta: \alpha = WW = k$), welche Größe als eine Konstante für jedes farbige Licht angesetzt wird, und zwar für Rot, Grün, Blau der ROTHESchen Papier-serie mit 0,42, 0,45 und 0,12. Bei Anwendung auf das Diffraktionsspektrum der Halbwattlampe ergab sich das Helligkeitsmaximum bei L_{570} , für das Sonnenspektrum mit seiner stark variierenden Helligkeitsverteilung bei L_{560} bis L_{558} . Vgl. auch die Schatten-Aufhellungsmethode heterochromatischer Photometrie

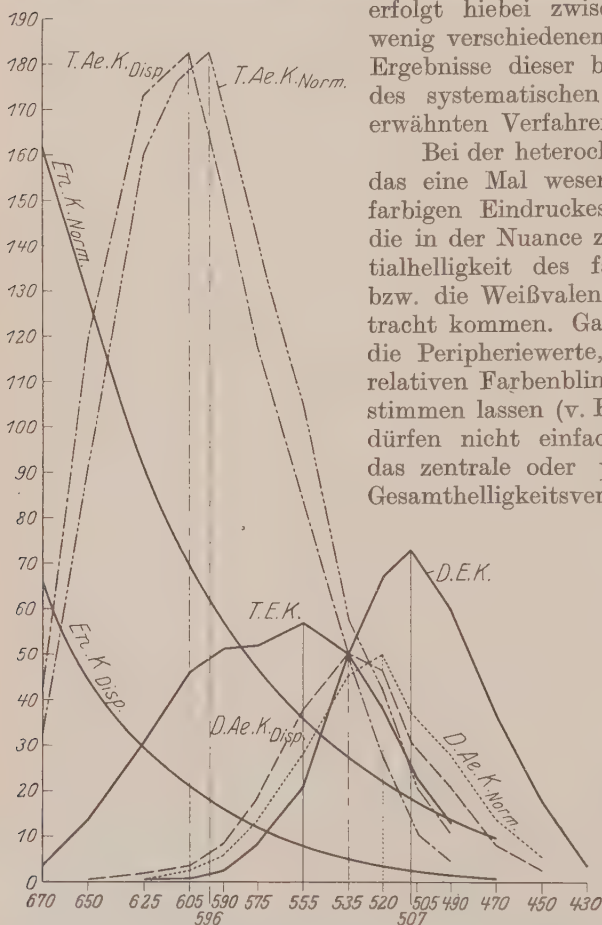


Abb. 139. Äquivalenzkurven der spektralen Helligkeitsverteilung im Dispersionsspektrum und im Normalspektrum des Triplex-Gaslichtes — ermittelt nach der direkten Methode des Halbfeldvergleiches — unter Angabe der zugehörigen Energieverteilung ($En.K.Disp.$ und $En.K.Norm.$) A) für das zentrale Tagesehen des Farbentüchtigen (bei der höchsten Intensitätsstufe H): $T.Ae.K.Disp.$ und $T.Ae.K.Norm.$, bei der im Dispersionsspektrum bzw. Diffraktions- oder Normalspektrum bestehenden ungleichmäßigen Energieverteilung, sowie der zugehörigen spektralen Empfindlichkeitskurve ($T.E.K.$) bei gleichmäßiger Energieverteilung; B) für das Dämmerungssehen (bei niedriger, schwelennaher Intensitätsstufe S): $D.Ae.K.Disp.$ und $D.Ae.K.Norm.$, sowie der zugehörigen Empfindlichkeitskurve ($D.E.K.$) bei gleichmäßiger Energieverteilung nach den Werten von A. KÖNIG ($En.K.Disp.$, $T.E.K.$, $D.E.K.$ — unter Neuberechnung der Werte $En.K.Norm.$, $T.Ae.K.Disp.$, $T.Ae.K.Norm.$, $D.Ae.K.Disp.$, $D.Ae.K.Norm.$).

v. T. STENHOLM: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **82**, 113 (1919).

² EXNER F., Zitiert Ann. I, 1920, spez. 36, wobei für das Sonnenspektrum das Maximum bei L_{558} gefunden wurde.

³ Gegenüber J. v. KRIES: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 259 (1905) — Zusatz zu Helmholtz' Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 352 (1911). — ZAHN, A.: Z. Sinnesphysiol. **46**, 287 (1912).

Die heterochromatischen Helligkeitsgleichungen erscheinen, bei Benützung einer und derselben von Gefälle möglichst freien, also wenig ausgedehnten Netzhautfläche, von der Lichtstärke an sich unabhängig¹, wenigstens in weitem Ausmaße, so daß die gefundenen Äquivalenzkurven nicht bloß für eine ganz bestimmte Stärke der spektrumliefernden Lichtquelle, sondern wenigstens für einen größeren Intensitätsbereich Geltung. — Heterochromatische Helligkeitsgleichungen, welche auf großem Felde ($4^{\circ} 49'$) unter Miteinbeziehung einer parafovealen Zone neben der Netzhautgrube hergestellt werden und entsprechend dem starken Absorptions- und Funktionsgefälle innerhalb der Macula den Charakter von Kompromiß Einstellungen tragen², zeigen im Hellauge starke Abhängigkeit von der Lichtstärke, und zwar im Sinne von stärkerer Verdunkelung der kurzwelligen Lichter gegenüber den langwelligen auf tieferer Intensitätsstufe (sog. inverses Purkinjesches Phänomen nach SLOAN³ — mit einem analogen Befund von Intensitätsabhängigkeit heterochromatischer Helligkeitsgleichungen sowohl auf fovealen, wie auf macularem Feld für das Dunkelauge, und zwar invers von 75 bis 2 MK., darunter gleichsinnig dem PURKINJESCHEN Phänomen).

Volle Übereinstimmung herrscht darüber, daß heterochromatische Helligkeitsgleichungen hochgradig abhängig sind vom jeweiligen Adaptationszustande des Auges. In der Tageskurve, d. h. bei guter und nach Möglichkeit aufrechterhaltener Helladaptation erscheinen die Ordinaten des langwelligen Spektralteiles bei Vergleich mit der Dämmerungskurve und Reduktion der Gipfelordinaten auf Gleichheit relativ höher, jene des kurzwelligen relativ niedriger, während an absolutem Wert der Gipfel und damit der gesamte kurz-

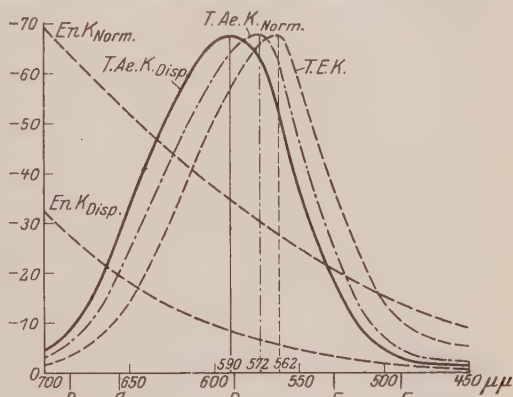


Abb. 140. Äquivalenzkurven der spektralen Helligkeitsverteilung im Dispersionsspektrum und im Normalspektrum des Petroleumlichtes — ermittelt nach der indirekten Methode des PULFRICHschen Stereoeffektes — unter Angabe der zugehörigen Energieverteilung ($EnK_{Disp.}$ und $EnK_{Norm.}$) für das zentrale Sehen des Farbentüchtigen $T.Ae.K_{Disp.}$ und $T.Ae.K_{Norm.}$ — sowie der zugehörigen spektralen Empfindlichkeitskurve ($T.E.K.$) bei gleichmäßiger Energieverteilung. (Nach PULFRICH.)

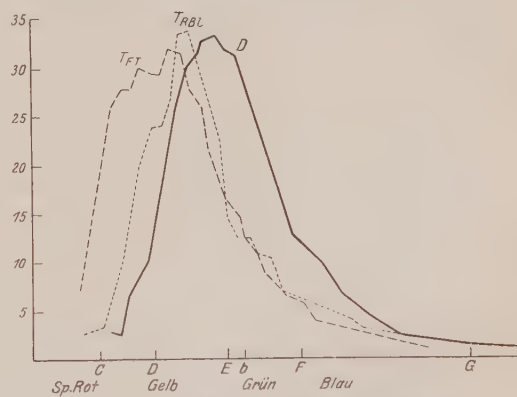


Abb. 141. Äquivalenzkurve der spektralen Helligkeitsverteilung im Dispersionsspektrum des Gaslichtes für das zentrale Tagessehen des Farbentüchtigen (T_{FT}) sowie des sog. Rotblinden (Protanopen — T_{RBL}) und für das Dämmerungssehen (D). (Nach F. HILLEBRAND.)

¹ TSCHERMAK, A. (für foveale und $5^{\circ} 52'$ bzw. $38,5^{\circ}$ exzentrische Helligkeitsgleichungen zwischen einem kleinen Feld von $1^{\circ} 4'$ und ausgedehntem Grund bei direktem Vergleich unter Intensitätsvariation von 1:180): Pflügers Arch. **82**, 559 (1900). — KOHLRAUSCH, A. (für Flimmerwertgleichungen bei Intensitätsvariation 1:10): Ber. Physiol. **3**, 589 (1920). — NAGEL, R.: Arch. f. Psychol. **47**, 143 (1924).

² Für vollständige optische Gleichungen auf großem macularem Felde hat bereits E. HERING [Pflügers Arch. **54**, 281 (1893)] den Kompromiß- oder Scheincharakter und die Abhängigkeit von der Lichtstärke betont — vgl. S. 332, 398, 462, Anm. 2.

³ SLOAN, L. L.: Psychologie Monogr. **28**, 1 (1928).

wellige Teil der Dämmerungskurve weit höher liegt als in der Tageskurve. Das Maximum der Helligkeit beim Tagessehen liegt im Gelb — und zwar für das Dispersionsspektrum des Sonnenlichtes bei $568\ \mu\mu$ (HILLEBRAND, für das Beugungsspektrum bei 560 oder 558 — F. EXNER), des Gaslichtes bei 575 (HILLEBRAND) bzw. 605 (entsprechend 590 Normal — KÖNIG), des Petroleumlampenlichtes bei 590 (entsprechend 572 Normal — PULFRICH). Im Gegensatz dazu liegt, wie oben ausgeführt, das Dämmerungsmaximum bei etwa $535\ \mu\mu$ (entsprechend 520 Normal). Für die Spektren der einzelnen Lichtquellen (Sonnenlicht, Himmelslicht, Licht verschiedener Lampen) ergeben sich entsprechend der Differenz an Energieverteilung gewisse Unterschiede in der Helligkeitsverteilung bzw. in der Äquivalenzkurve.

Der Vergleich verschiedenfarbiger Helligkeit bzw. farbiger und farbloser Helligkeit ist stets mit einer gewissen subjektiven Schwierigkeit und Unsicherheit behaftet und erfolgt mit erheblicher Schwankungsbreite, wobei starke individuelle Unterschiede bestehen, Übung deutlich mindernden Einfluß erkennen läßt. Die subjektive Schwierigkeit nimmt zu mit der Sättigung, mit der Größe des farbigen Kontrastes zwischen den verglichenen Feldern und differiert mit der Farbenkombination; so ist der Helligkeitsvergleich von Gelb und Grün leichter als von Rot und Weiß. Erschwerend für die Herstellung einer Helligkeitsgleichung wirken besonders bei Ähnlichkeit (ja selbst Gleichheit) des Farbentones unbeseitigbare Differenzen der Sättigung. — Bezüglich der Helligkeitsverteilung im Spektrum, speziell in dem mit helladaptiertem Auge farbig gesehenen Spektrum, bestehen charakteristische individuelle Differenzen, gemäß der oben (S. 359) erwähnten Typenverschiedenheit¹. Hochgradig ist, wie hier nebenbei bemerkt sei, die Verschiedenheit zwischen den beiden Typen der Rotgrünblinden², indem die sog. Rotblinden oder Protanopen in der langwelligen Spektrumschälfte niedrigere, in der kurzwelligen höhere Werte einstellen und das Maximum nach dem Blau hin verschoben zeigen (mittels der Methode des Halbfeldvergleiches, HILLEBRAND [vgl. Abb. 141], KÖNIG, LEVY, SCHENCK³; mittels der Flimmermethode POLIMANTI, LEVY⁴; analoges gilt auch bezüglich der Peripheriewerte⁵.

Die aus der Helligkeitsäquivalenzkurve und aus der Energiekurve für eine beliebige Lichtquelle durch einfache Division der Einzelwerte, also für gleichmäßige Energieverteilung berechnete *Empfindlichkeitskurve für das Hellauge* (KÖNIG [vgl. Abb. 139 u. 146] mit Max. 555 [gegenüber 507 für das Dunkelauge], COBLENTZ und EMERSON 556, REEVES 553, GIBSON und TYNDALL 550, BENDER 550 [gegen-

¹ So fand C. v. MALTZEW [Z. Psychol. u. Physiol. **43**, 76 (1909)], daß die nach der Rayleigh-Gleichung relativ gelb(rot)-sichtigen Farbentüchtigen dem Grün eine höhere Lichtstärke geben müssen, um es dem Rot flimmergleich zu machen, als die relativ blau(grün)-sichtigen. Vgl. auch W. WATSON: Proc. roy. Soc. Lond. A **88**, 410 (1913); A **90**, 443 (1914).

² Vgl. die zusammenfassende Darstellung von A. TSCHERMAK: H.-D.-A. S. 747 ff. (1902).

³ HILLEBRAND, F.: Zitiert auf S. 369. — KÖNIG, A. (u. RITTER): Zitiert auf S. 369. — POLIMANTI, O.: Z. Psychol. u. Physiol. **19**, 263 (1899). — KARPLUS: Inaug.-Dissert. Berlin 1902. — ABNEY, W. de W.: Proc. roy. Soc. Lond. A **83** (1910). — LEVY, M.: Z. Psychol. u. Physiol. **36**, 74 (1904). — SCHENCK, E.: Pflügers Arch. **118**, 174 (1907). — WATSON, W.: Proc. roy. Soc. Lond. A **88**, 410 (1913); A **89**, 232 (1913). — SAMOJLOFF, A. J. (Minimalfeldhelligkeiten): Klin. Mbl. Augenheilk. **76**, 214 (1922). Hinsichtlich der gelbsichtigen Rotgrünblinden (sog. Grünblinden, Deutanopen) scheint bezüglich Helligkeitsverteilung kein durchgreifender Unterschied gegenüber den Farbentüchtigen, speziell den gelbsichtigen, zu bestehen: E. BRODHUN (bei KÖNIG): J. D. Berlin 1887. — KRIES, J. v.: Z. Psychol. u. Physiol. **15**, 266 (1897) — Zusatz zu Helmholtz' Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 352 (1911). — MALTZEW, C. v.: Z. Psychol. u. Physiol. **43**, 76 (1909) — gegenüber P. ANGLER: Ebenda **37**, 401 (1905)].

⁴ POLIMANTI, O.: Z. Psychol. u. Physiol. **19**, 263, spez. 274 (1897). — LEVY, M.: Zitiert Anm. 3. — BENDER, H.: Z. Sinnesphysiol. **50**, 1 (1919).

⁵ KRIES, J. v.: Z. Psychol. u. Physiol. **15**, 266 (1897). — POLIMANTI, O.: Zitiert in Anm. 3.

über 515 für das Dunkelauge], PULFRICH mit Max. 562, HYDE, FORSYTHE und C'ADY mit Max. 550, KOHLRAUSCH mit Max. 560—550 gegenüber 520 für das Dunkelauge [Abb. 142], LAURENS mit Max. 560—555, SLOAN mit Max. 557 bei 75—0,2 MK. [gegenüber 500 für das Dunkelauge]) ist für jedwedes Spektrum gültig — ebenso wie die analog ermittelte physiologische Empfindlichkeitskurve für das Dunkelauge¹ (vgl. S. 332). Zu ihrer Bestimmung sind

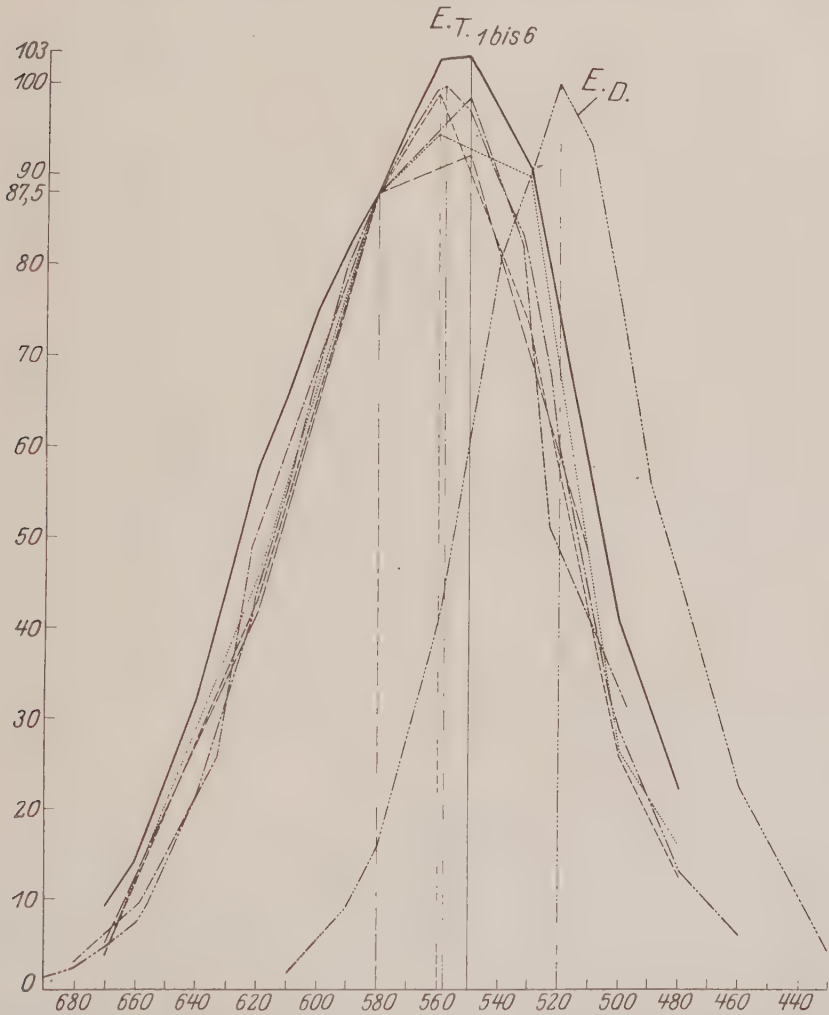


Abb. 142. Spektrale Empfindlichkeitskurven (ET_1 — ET_5) für das zentrale Tagessehen (ET_1 — ET_5) und für das Dämmerungssehen (ED) bei gleichmäßiger Energieverteilung, und zwar ermittelt nach folgenden Methoden: — ET_5 Methode der Eindruckshelligkeit, und zwar direkter Vergleich mit Weiß, — ET_2 Minimalfeldmethode, — · · · — ET_3 Flimmermethode bei Vergleich mit Weiß, — — — ET_1 Verschmelzungsfrequenzmethode, — · · · — ET_4 Stereomethode, · · · · · ET_5 Schärffemethode, — · · · · · ED Empfindlichkeitskurve für das Dämmerungssehen auf 20° Feld. (Nach KOHLRAUSCH.)

¹ HECHT, S. u. R. E. WILLIAMS [J. gen. Physiol. 5, 1 (1922)] machen folgende Ansätze: Maximum der Empfindlichkeitskurve

bei Tagessehen	554 $\mu\mu$,
nach Korrektur des Maculaeinflusses	540 $\mu\mu$,
Maximum bei Dämmerungssehen	511 $\mu\mu$,
Maximum der Absorptionskurve des Sehpurpurs	503 $\mu\mu$.

Beobachtungen mit Sonnenlicht nicht verwendbar, wenn nicht *gleichzeitig* wenigstens auf indirektem Wege die jeweilige Energieverteilung im Sonnenspektrum ermittelt wurde (vgl. oben S. 329). Hingegen bieten Beobachtungen mit künstlichen Lichtquellen den Vorteil, daß die Energieverteilung in ihrem Spektrum als weitgehend konstant angesetzt werden darf. Allerdings legt die nicht unerhebliche Verschiedenheit unter den obigen Berechnungen die Vermutung nahe, daß — abgesehen von individuellen bzw. typenmäßigen Differenzen¹ sowie von Unterschieden in der Adaptationslage — die Bestimmung oder Voraussetzung der spektralen Energieverteilung z. T. mangelhaft war², speziell ohne Berücksichtigung der evtl. stark elektiven Lichtabsorption in den verwendeten Prismen und Linsen erfolgte (vgl. S. 330, 381 Anm. 1, 420³).

Ist einmal die physikalische Energieverteilung in dem einen Spektrum festgestellt und die Empfindlichkeitskurve für einen bestimmten Zustand eines bestimmten Beobachters ermittelt, so kann aus der unter gleichen Beobachtungsbedingungen gewonnenen heterochromatischen oder auch achromatischen Helligkeitsäquivalenzkurve für ein weiteres Spektrum die physikalische Energieverteilung in diesem ohne weiteres errechnet werden, wenn auch die Wertreihe erheblich gröber ausfällt als bei direkter Bestimmung auf physikalischem Wege. — Mit Nachdruck sei hervorgehoben, daß die Helligkeitsverteilung in den Spektren verschiedener Lichtquellen trotz erheblicher Differenzen in der Energieverteilung weitgehend ähnlich erscheint — ein Umstand, welcher darauf hinweist, daß die Helligkeitsverteilung keineswegs der Energieverteilung parallelgeht, ja sogar in erster Linie nicht von dieser, sondern von der Elektivität des Rezeptionsapparates abhängt, welche reinlich in der für gleichmäßige Energieverteilung im Spektrum errechneten Empfindlichkeitskurve zutage tritt. Ungeachtet gewisser Differenzen in den Helligkeitsäquivalenzkurven bzw. Empfindlichkeitskurven kann man zusammenfassend sagen, daß die Farbentüchtigen bei Helladaptation im wesentlichen übereinstimmend eine langwellig-hohe, kurzwellig-niedrige Äquivalenzkurve mit Maximum im Gelb und eine analoge Empfindlichkeitskurve mit Maximum im schwach grünlichen Gelb aufweisen, während sie bei Dunkeladaptation bzw. Dämmerungssehen untereinander wie mit den partiell oder

PRIEST [Physic. Rev. **11**, 498 (1918)] betrachtet die Kurve nach Korrektur der Absorption in den Augenmedien als nahezu völlig symmetrisch.

¹ Vgl. u. a. H. LAURENS: Amer. J. Physiol. **59**, 462 (1922); **67**, 348 (1924).

² So ist zwar die Kurve von C. PULFRICH auf Grund von Beobachtungen mit Petroleumlicht abgeleitet, dessen Spektrum eine recht konstante, zudem gleichzeitig direkt ermittelte Energieverteilung aufweist; allerdings ist die zur Charakterisierung der Helligkeitsverteilung verwendete Stereomethode etwas kompliziert, ihre Verwendbarkeit auf den Helladaptationszustand beschränkt. Auch die Beobachtungen und Kurven von H. BENDER [Z. Sinnesphysiol. **50**, 1 (1919)] betreffen Helligkeits-, Energie- und Empfindlichkeitsverteilung an demselben Spektrum, nämlich des Nernstlichtes, ebenso jene von L. L. SLOAN [unter FERREE und RAND — Psychologic. Monogr. **38**, 1 (1928)] am Spektrum des Nernstlichtes und der Wolframlampe. Hingegen muß die aus den das Sonnenspektrum betreffenden Beobachtungen von F. EXNER [Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. IIa **129**, 41 (1920)] — vgl. auch O. LUMMER (Ziele der Leuchttechnik. Berlin u. München 1918) — errechnete Empfindlichkeitskurve für das helladaptierte Auge problematisch genannt werden, da nicht gleichzeitig die jeweilige Energieverteilung im Sonnenspektrum ermittelt wurde, sondern theoretisch für 36° Zenitdistanz eine solche mit Maximum bei L_{540} als konstant (!) vorausgesetzt wurde (F. AIGNER). Dementsprechend ergab sich eine Empfindlichkeitskurve oder sog. Zapfenkurve von nahezu symmetrischer Form mit dem Maximum bei 560 (EXNER). Siehe dazu E. SCHRÖDINGER: Naturwiss. **12**, 925 (1924). Vgl. auch S. 384 (Abb. 147).

³ Bei am Diffractionsspektrum gewonnenen Werten ist hinwiederum der Grad der Unreinheit, wie sie durch Reflexion unzerlegten Lichtes an der Oberfläche des verwendeten Beugungsgitters bedingt ist, zu berücksichtigen.

total Farbenblinden¹ übereinstimmend eine langwellig-niedrige, kurzwellig-hohe Äquivalenz- und Empfindlichkeitskurve mit Maximum im Grün aufweisen (vgl. Abb. 139 bis 142).

Bei Übergang vom Helladaptations- zum Dunkeladaptationszustand bzw. vom Tages- zum Dämmerungssehen geht die Kurve der spektralen Helligkeitsverteilung bzw. Empfindlichkeit durch wohlcharakterisierbare Zwischenstufen aus dem Helltypus in den Dunkeltypus über (vgl. Abb. 143, TSCHERMAK²). Ein besonders klares Bild der Veränderung der relativen Helligkeitsverteilung mit dem Adaptationszustande gibt die Berechnung des Verhältnisses von Dämmerungs- und Tageswert (Quotient D/T) der einzelnen Spektrallichter³.

Es lag gewiß nahe, den Unterschied der relativen Helligkeit im Spektrum wie überhaupt beim Vergleiche zweier verschiedener Lichter für das Tagessehen und das Dämmerungssehen einfach dem Einfluß zuzuschreiben, welchen die dort wirksame, hier fehlende Farbigkeit auf die Helligkeit besitzt. HERING und HILLEBRAND⁴ nahmen demgemäß eine spezifische Verschiedenheit des Einflusses der Farbe auf die Helligkeit an, und zwar einen erhellenden von Rot und Gelb, einen verdunkelnden von Grün und Blau (Lehre vom Eigenhell oder Eigendunkel der Farben [HERING] bzw. von der *spezifischen Helligkeit der Farben* [HILLEBRAND]). Doch ist diese Erklärungsweise für den Unterschied zwischen der Helligkeitsverteilung des vom Hellauge farbig und des vom Dunkelauge farblos gesehenen Spektrums problematisch geworden durch den Nachweis, daß sich die Weißvalenzen mit dem Adaptationszustande ungleichmäßig ändern, und zwar in einem jener Helligkeitsveränderung entsprechenden Sinne — (TSCHERMAK⁵ — vgl. S. 385, 397). Eine spezifische Verschiedenheit der chromatischen Helligkeitsbeeinflussung bleibt gleichwohl

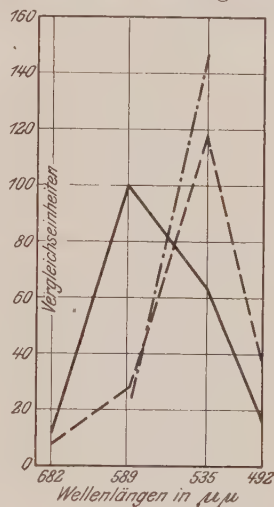


Abb. 143. Äquivalenzkurven der spektralen Helligkeitsverteilung (Dispersionsspektrum des Auerbrenners) für dieselbe stark exzentrische, relativ farbenblinde Netzhautstelle (38,5°) auf 1°4' großem Feld: — sog. Peripheriewerte bei Tagessehen oder Helladaptationszustand, bei Dämmerungssehen oder Dunkeladaptation, und zwar — — — nach 30 Minuten Lichtabschluß, - - - - nach 60 Minuten Lichtabschluß. (Nach A. TSCHERMAK.)

¹ Für die typischen angeborenen Totalfarbenblinden gilt auch im Hellzustande die Dämmerungskurve, während für Fälle von erworbener Totalfarbenblindheit im Helladaptationszustande eine Helligkeitsverteilung gilt von ähnlicher Art wie für das periphere Sehen des Farbentüchtigen — wenigstens fehlt die Unterwertigkeit der langwelligen Strahlungen [KÖNIG, A.: Beitr. Psychol. u. Physiol. (Helmholtz-Festschrift) 1891, 309. — PERGENS, E.: Klin. Mbl. Augenheilk. 44, 46 (1902)].

² TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. 70, 297 (1897). — KÖNIG, A. (Zitiert auf S. 369) hatte das Ergebnis seiner analogen Beobachtungen (vgl. Abb. 139) rein auf Intensitätsänderung bezogen, die Änderung des Adaptationszustandes überhaupt nicht berücksichtigt.

³ KOHLRAUSCH, A.: Pflügers Arch. 196, 113 (1922); 200, 210, 216 (1923) — Ber. Physiol. 22, 496 (1923).

⁴ HERING, E.: (Vorbemerkung zu HILLEBRANDS Arbeit) und G.-Z. S. 58ff. — HILLEBRAND, F.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III 98, 70 (1889) — Z. Sinnesphysiol. 51, 96 (1920). — Vgl. die Kritik seitens G. MARTIUS: Beitr. Psychol. u. Philos. 1 (1), 132 (1896) sowie F. EXNER: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa 127, 1829 (1918); 128, 71 (1919) — Z. Sinnesphysiol. 52, 157 (1921); dazu F. HILLEBRAND: Ebenda 51, 46 (1920); 53, 129 (1921). — Ferner V. BENUSI: Neur. Zbl. 1909, 491 — ABELSDORFF, G., W. DIETER, A. KOHLRAUSCH: Pflügers Arch. 196, 118 (1922).

⁵ TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. 70, 297 (1898) — H.-D.-A. 1902, spez. S. 792.

zu erwägen. Dies gilt zunächst für den nicht großen, aber doch unverkennbaren Unterschied zwischen der spektralen Helligkeitsverteilung bei zentralem oder parazentralem Farbigerscheinen und bei peripherem Farbloserscheinen im Hellauge; allerdings kommt hierbei auch eine im gleichen Sinne wirkende regionale Verschiedenheit der Weißvalenzen in Betracht (vgl. S. 383). Neben der schrittweisen Helligkeitsänderung im indirekten Sehen überhaupt seien auch gewisse Erfahrungen über Abweichungen von der Additivität der Helligkeiten bei Lichtermischung angeführt (vgl. S. 399). Vor allem aber kommt ein spezifischer Helligkeitseinfluß der Farbe in Betracht für eine Verschiedenheit der Helligkeitsverteilung im Spektrum, wenn es von derselben Netzhautstelle des dunkeladaptierten Auges das eine Mal auf niedriger Intensitätsstufe farblos, das andere Mal auf höherer Intensitätsstufe farbig gesehen wird. Allerdings bedarf es diesbezüglich erst einer systematischen Untersuchung, bei welcher man sich durch Kontrollbeobachtungen (an Schwelle und an Gültigbleiben farbloser Gleichungen) davon überzeugen müßte, daß durch die relativ kurzdauernden Einstellungen auf höherer Intensitätsstufe der Dunkeladaptationszustand bzw. die zugehörige Weißvalenzkurve nicht wesentlich geändert wird. Ist diese Voraussetzung erfüllt, so kann eine charakteristische Differenz an spektraler Helligkeitsverteilung für die beiden „Sehweisen“ des DunkelAuges wohl nur auf einen spezifischen Einfluß der Farben selbst bezogen werden (TSCHERMAK).

Wie gesagt, erfahren verschiedene Lichter — speziell rote verglichen mit blauen oder grünen — nicht bei bloßer Intensitätsveränderung, wohl aber bei gleichzeitiger Änderung des Adaptationszustandes des Auges (HERING¹) eine ungleichmäßige Änderung ihrer Helligkeit unter gleichzeitigem Verlust an Sättigung oder Gewinn an Verhüllung (speziell betont von HERING). Beim Übergang vom Hellzustand mit Farbsehen zum Dunkelzustand mit Farblossehen auf niedriger Intensitätsstufe bzw. innerhalb des farblosen Intervalls, also beim Wechsel vom sog. Tagessehen und sog. Dämmerungssehen gewinnen zwar alle Lichter an subjektiver Helligkeit, jedoch in ungleichem Maße, und zwar langwellige, sog. rote weit weniger als mittel- oder kurzwellige, sog. grüne oder blaue². Dementsprechend werden Rot und Orange bei Dunkeladaptation und verminderter Lichtstärke unter Abblässen der Farbe Schwarz und Dunkelgrau. Wir bezeichnen diese adaptative Elektivität bezüglich der Helligkeit, also die Dämmerungsungleichheit solcher Lichter, welche beim Tagessehen trotz verschiedener Farbe gleichhell erscheinen, als *Purkinjesches Phänomen*³, speziell als „heterochromatisches PURKINJESCHES Phänomen“ (v. KRIES).

¹ HERING, E.: Pflügers Arch. **60**, 519 (1895) — Graefes Arch. **90**, 1 (1915) — speziell gegenüber A. KÖNIG: Helmholtz-Festschrift **1901** u. Ges. Abh. Nr. 20, S. 144. Leipzig 1903. — TSCHERMAK, A.: H.-D.-A. **1902**, spez. S. 717. — Auch F. EXNER [Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIIa **128**, 71 (1919)] gelangt dazu, das PURKINJESCHE Phänomen durch bloße Intensitätsänderung beim Tagessehen auszuschließen.

² Während beim Tagessehen das rote Licht L_{670} im Dispersionsspektrum des Gaslichtes etwa das 10fache an Intensität des Vergleichslichtes zur Helligkeitsgleichheit erfordert gegenüber dem blauen L_{489} , ändert sich beim Dämmerungssehen die Relation von etwa 10:1 auf etwa 1:16 [KRIES, J. v.: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 176 (1905)].

³ HERING, E.: Pflügers Arch. **54**, 292 (1893); **60**, 519 (1895); **61**, 108 (1895) — Graefes Arch. **90**, 1 (1915). KÖNIG, A. (unter Auffassung als reiner Folge von Intensitätsminderung): Beitr. Psychol. u. Physiol. (Helmholtz-Festschrift), Leipzig-Hamburg 1891 — Ges. Abh. S. 150. TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. **70**, 297 (1898); **82**, 559 (1900) — (Übersichtliche Darstellung mit Literatur bis 1902): H.-D.-A. spez. 718ff. (1902). — EXNER, F.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa **128**, 71 (1919). — JAENSCH, E. und STALLMANN, W. [mit der Angabe von Verstärkung des PURKINJESCHEN Phänomens durch stärkere Ermüdung. — Z. Psychol. **106**, 129, 222 (1928) — vgl. auch J. D. BROER, Marburg (1922)]. SLOAN, L. L. (unter FERREE und RAND): Psychologic. Monogr. **38**, 1 (1928).

Die relativen Dämmerungswerte und Tageswerte von Lichtern verschiedener Wellenlänge differieren sonach deutlich voneinander. Helligkeitsgleichungen verschiedenartiger Lichter zeigen eine deutliche Abhängigkeit vom Adaptationszustande, während die Lichtstärke allein unwirksam ist und nur insofern mit in Betracht kommt, als sie so weit gemindert werden muß, daß die farbige Komponente des Reizeffektes gegenüber der farblosen mehr oder weniger zurücktritt, also die spezifische Schwelle nahezu erreicht oder sogar unterschritten wird. Entscheidend ist die momentane oder dauernde Dunkeladaptation. Es bedarf eben einer praktischen wie grundsätzlichen Scheidung des physikalischen Faktors der Lichtstärke und des physiologischen Faktors des Adaptationszustandes (zuerst von HERING erkannt und betont).

Das PURKINJESCHE Phänomen ist ohne weiteres sinnfällig und allgemein anerkannt für das extrafoveale Sehen, ist aber unter günstigen Bedingungen wenigstens von bestimmten Beobachtern (KOSTER, SHERMAN, TSCHERMAK, E. HERING, EDRIDGE-GREEN, M. H. FISCHER, FRÖHLICH, VOGELSANG, SLOAN¹) zweifellos auch im Netzhautzentrum wahrgenommen worden, wenn auch schwächer als im indirekten Sehen, während es andere dort vermißten (PARINAUD, v. KRIES, NAGEL [sog. Deuteranop], KOHLRAUSCH, TROLAND, DIETER, LAURENS, GROSS² — s. auch unten S. 432). Infolge der Minderempfindlichkeit des Zentralbezirkes im dunkeladaptierten Auge und des radiären Empfindlichkeitsgefälles noch innerhalb der Fovea lassen sich sehr wohl je nach Reizstärke, Reizdauer, Reizfläche Bedingungen herstellen, unter denen gewisse Dunkeladaptationsphänomene — wie das PURKINJESCHE Phänomen, die charakteristischen Veränderungen der primären Erregung wie der Nachreaktion — in einem Zentralbezirk von etwas größerer oder etwas geringerer Ausdehnung, welche beiläufig mit jener der Netzhautgrube übereinstimmt, zu fehlen scheinen und der Eindruck eines lokalen Ausfalles, eines „Tunnels“ besteht. Als Bedingungen für die Sichtbarmachung des PURKINJESCHEN Phänomens auch in der Fovea sind zu bezeichnen (nach HERING³): nicht zu geringe Lichtstärke speziell des blauen Lichtes — unter Be-

¹ KOSTER, W.: Graefes Arch. **41** (1), 1 (1895) — Arch. d'Ophthalm. **15**, 428 (1895). — HERING, E.: Pflügers Arch. **60**, 519 (1895) — Graefes Arch. **90**, 1 (1915). — SHERMAN, F. P.: Wundts Philos. Studien **13**, 434 (1898). — TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. **70**, 297 (1898); **82**, 559 (1900) — H.-D.-A. spez. **719** (1902). — HESS, C.: Pflügers Arch. **101**, 222 (1904) — Erg. Physiol. **20**, 1 (1922). — EDRIDGE-GREEN, F. W.: J. of Physiol. **45**, 70 (1912). — FISCHER, M. H.: Pflügers Arch. **198**, 311 (1923). — VOGELSANG, K. (unter W. FRÖHLICH) (auf Grund von Einstellung von zwei Halbfeldern auf gleiche Eindruckshelligkeit und von Reizschwellenbestimmungen bei 1° Feldgröße betonend, daß die Empfindlichkeit für kurzwellige Lichter auch innerhalb der Fovea stärker ansteigt als für langwellige, und daß dieser Anstieg sich während des kritischen Stadiums extra- wie intrafoveal verzögert); Pflügers Arch. **206**, 291, spez. 591 (1924); **207**, 117 (1925). — SLOAN, L. L.: Psychologic. Monogr. **38**, 1 (1928).

² PARINAUD, H.: Ann. d'Ocul. **112**, 228 (1894) — Arch. d'Ophthalm. **16**, 87 (1896). — KRIES, J. v.: Graefes Arch. **42** (3), 95 (1896) — Z. Psychol. u. Physiol. **9**, 81, spez. 85 (1896) — Zbl. Physiol. **10**, 1 (1896) — (negativ, jedoch unter Zugeben einer gewissen anelektiven intrafovealen Empfindlichkeitssteigerung) Klin. Mbl. Augenheilk. **49**, 243 (1911); **70**, 577 (1923) — (mit A. W. NAGEL, welcher als Deuteranop die Gleichung zwischen Spektralrot und Gelbgrün foveal adaptativ inalterabel, extrafoveal hingegen im Verhältnis 1:40–80 alteriert fand) Z. Psychol. u. Physiol. **23**, 161 (1900) — LUMMER, O.: Verh. dtsch. physik. Ges. **6**, Nr 2 (1904). — NAGEL, W. A.: Zusatz zu Helmholtz' Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 305 (1911). — TROLAND, L. THOMPSON: Z. Beleuchtungswes. **1917**, 58. — KOHLRAUSCH, A.: Pflügers Arch. **196**, 113, 118 (1922) — (mit dem Befund, daß die Methode der Schwellengleichheit verschiedenfarbiger Lichter auf kleinem Felde, also foveal im Dunkelauge, wesentlich die gleiche Kurve ergibt, wie sie für die Helligkeitsverteilung im Hellauge gilt, speziell nach der Methode der Eindruckshelligkeit bestimmt) ebenda **200**, 201 (1923). — LAURENS, H.: Amer. J. Physiol. **67**, 348 (1924). — DIETER, W.: Graefes Arch. **113**, 141 (1924). — GROSS, K.: Sitzgsber. physik.-med. Soc. Erlangen **56** 57 (1924/25) — Z. Sinnesphysiol. **59**, 215 (1928). Vgl. auch H. E. IVES u. KINGSBURY: Philosophic. Mag. **31**, 291 (1916).

³ Vgl. auch C. HESS: Methodik, spez. S. 197 (1921).

rücksichtigung der Absorption durch das Maculapigment, ferner nicht zu lange Präsentation — unter Berücksichtigung der raschen Lokaladaptation, speziell Vermeiden einer Dauerbeanspruchung des Netzhautzentrums durch ein helles Fixationszeichen, endlich nicht zu weitgehende Dunkeladaptation — vielmehr Ausgehen von guter Helladaptation (VOGELSANG).

Wären die positiven Befunde im fovealen Bezirke bloß vorgetäuscht, und zwar durch unwillkürliche Blickschwankungen, so könnten die foveal erhaltenen Werte keine so konstanten und die Unterschiede gegenüber den parazentralen keine so großen sein; so ergab sich bei Reizschwellenbestimmung auf 1° Feld eine Empfindlichkeitssteigerung für rotes Licht foveal auf das 1,8fache, 4° exzentrisch auf das 38fache, für blaues Licht foveal auf das 5,4fache, 4° exzentrisch auf das 1330fache (VOGELSANG).

In analoger Weise wie heterochromatische Helligkeitsgleichungen zeigen auch vollständige farbige oder farblose Gleichungen zwischen physikalisch verschiedenen Lichtern eine charakteristische Abhängigkeit vom Adaptationszustande (TSCHERMAK, seitens v. KRIES bestätigt und als isochromatisches und achromatisches PURKINJESCHES Phänomen bezeichnet — vgl. unten S. 397). Auch ist die Änderung der Pupillarreaktion bei Zustandswechsel in der gleichen Richtung gelegen wie die Änderung der relativen Helligkeiten („motorisches PURKINJESCHES Phänomen“ nach HESS — vgl. S. 386).

Im Verhalten des Zentralbezirkes mögen erhebliche individuelle Differenzen bestehen. Keinesfalls dürfen jedoch die positiven Angaben bezüglich Bestehens des PURKINJESCHEN Phänomens auch im stäbchenfreien Bezirk einfach auf Täuschung durch Verwendung übergroßer Felder oder durch Blickschwankungen (so seitens v. KRIES) bezogen werden. Läßt sich doch das PURKINJESCHE Phänomen im Vorbilde wie im Nachbilde auch innerhalb der von einem dauerhaften Nachbilde umrandeten Fovea beobachten (TSCHERMAK, M. H. FISCHER), und ist doch die als „ghost“ bezeichnete Nachbildphase in ihrer dem PURKINJESCHEN Phänomen entsprechenden Erscheinungsweise mit charakteristischer regionaler Abstufung intrafoveal wie extrafoveal nachzuweisen (HESS). Damit erscheint der Nachweis gelungen, daß dem stäbchenfreien Bezirk keine qualitative Sonderstellung bezüglich der Besonderheiten des Dämmerungssehens, so der Variabilität der Weißvalenzen zukommt, wohl aber eine stetige regionale Abstufung besteht.

Die Erklärung des PURKINJESCHEN Phänomens werden wir heute nicht zunächst im Wegfall eines Einflusses suchen, welchen die Farbe auf die Gesamthelligkeit ausübt, sondern in erster Linie in der adaptativen Veränderung der Weißvalenzen, in ihrer Verschiedenheit bei Hell- und Dunkelzustand, beim Tages- und beim Dämmerungssehen.

Einen charakteristischen Einfluß auf die Helligkeit farbiger wie farbloser Lichter besitzt ferner die beobachtende *Netzhautregion*. Im direkten Sehen werden infolge Absorption durch das gelbe Maculapigment¹, welches mit Sicherheit als vital präexistiert erwiesen anzusehen ist (vgl. oben S. 343), Strahlungen mittlerer und kleiner Wellenlänge geschwächt; wir sehen daher auf einer grün oder blau, am besten homogen belichteten Fläche direkt zentral einen dunklen Fleck und erhalten auf einer gleichzeitig mit rotem und grünem Lichte beschickten, indirekt weiß erscheinenden Fläche ein rotes entoptisches Bild der Macula lutea. Schon daraus resultiert ein relatives Hellererscheinen mittel- und kurzwelliger Strahlungen beim Übergang von fovealer zu extramacularer Betrachtung. Gleichzeitig verlieren dabei — Helladaptationszustand vorausgesetzt — langwellige Lichter absolut wie relativ an Helligkeit. Beiderlei Veränderungen

¹ HESS, C.: Arch. Augenheilk. 80, 213 (1916). — KOHLRAUSCH, A. u. W. VOLLMER: Tab. Biol. 1, 307 (1925). Vgl. auch die oben S. 343, Anm. 5, und 364 zitierte Literatur.

erfolgen aber auch bei fortschreitend indirektem Sehen im extramacularen Gebiete, wobei je nach Wellenlänge bzw. Farbenton und je nach Lichtintensität bzw. Sättigung, Nuance und Helligkeit sowie je nach Feldgröße und Adaptationszustand sowie Kontrastwirkung der Umgebung früher oder später eine relative, nicht absolute Grenze erreicht wird, jenseits welcher Farbe im Eindrücke nicht mehr merklich ist, derselbe also als „farblos“ bezeichnet wird (vgl. oben S. 352). Die Helligkeitsverteilung in einem stark indirekt und unter den gewählten Bedingungen farblos gesehenen Spektrum wird durch sog. *Peripheriewerte*¹, d. h. Äquivalenzstufen eines farblosen Vergleichslichtes, beispielsweise des Tageslichtes, charakterisiert, wobei die optischen Gleichungen sich wieder als weit-

gehend unabhängig von der Lichtstärke erweisen, weshalb man ebensogut das Vergleichslicht konstant lassen und die einzelnen Spektralstrahlungen in ihrer Intensität variieren kann. Die Kurve der Peripheriewerte des helladaptierten Auges zeigt gegenüber der Helligkeitsäquivalenzkurve des extramacular, also ohne komplizierende Absorption durch das Maculapigment farbig gesehenen Hellspektrums (bestimmt nach der Methode direkten Vergleiches mit Weiß) im langwelligen Teil des Spektrums eine deutliche Abnahme (im Dispersionsspektrum bis etwa 520 $\mu\mu$), im kurzwelligen Teil (unter 520 $\mu\mu$) deutliche Zunahme (vgl. Abb. 144), während das Maximum angenähert bei

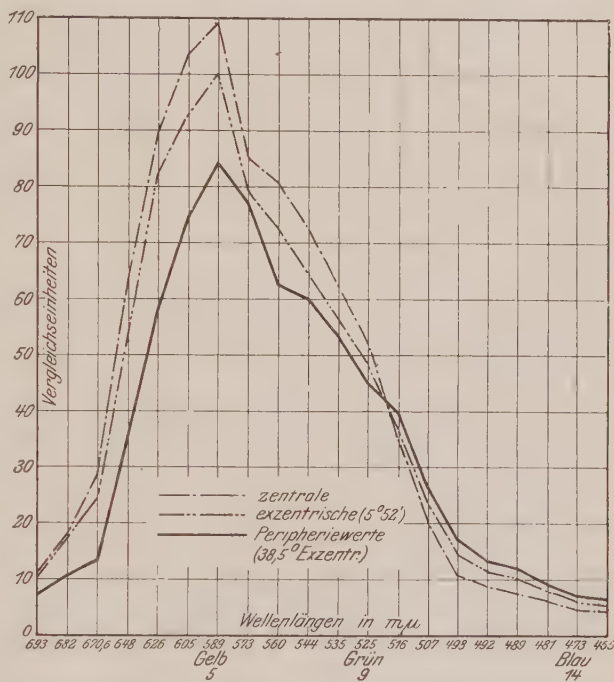


Abb. 144. Äquivalenzkurven der spektralen Helligkeitsverteilung (Dispersionsspektrum des Auerbrenners) für das zentrale, das mäßig exzentrische ($5^{\circ} 52'$) und das stark exzentrische ($38,5^{\circ}$), relativ total farbenblinde Tagessehen des Farbentüchtigen bei $1^{\circ} 4'$ Feldgröße. (Nach A. TSCHERMAK.)

589 $\mu\mu$ im Dispersionsspektrum, bei etwa 576 $\mu\mu$ im Normalspektrum des Auergaslichtes verharret. Diese Verschiedenheit ist zwar nicht sehr erheblich, doch

¹ KRIES, J. v. (mit Max. von 624–589): Z. Psychol. u. Physiol. **15**, 247 (1897); **49**, 297 (1917). — POLIMANTI, O. (Max. bei 589 — mit der Angabe individueller Differenzen): Z. Psychol. u. Physiol. **19**, 263 (1897). — TSCHERMAK, A. (Max. bei 589): Pflügers Arch. **82**, 559 (1900). — Vgl. auch M. H. FISCHER: Ebenda **198**, 311 (1923). (Die durchgängige Depression von TSCHERMAKS Kurven um $L_{570-580}$ ist wohl auf elektive Lichtabsorption in dem verwendeten Prisma, evtl. auch in den Linsen des Spektralapparates zu beziehen.) — ANGLER, R. P. (betr. Farbentüchtiger und Deuteranop): Z. Psychol. u. Physiol. **37**, 401 (1904). — ZAHN, A.: Z. Sinnesphysiol. **46**, 287 (1912). — SCHMIDT, L.: Inaug.-Dissert. Freiburg 1915. — Anwendung der Ionentheorie der Reizung auf die Peripheriewerte s. P. LASAREFF: Pflügers Arch. **154**, 464 (1913); **199**, 290 (1923). — Über die Peripheriewerte beim blaulichtsichtigen Rotgrünblinden (sog. Rotblinden, Protanopen) mit relativ niedrigen Werten in der langwelligen, relativ hohen in der kurzwelligen Spektrumschälfte, Verschiebung des Maximums nach dem Blau (von ca. 580 nach ca. 558) vgl. J. v. KRIES: Z. Psychol. u. Physiol. **15**, 266 (1897); **19**, 263 (1899) — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 200 (1905).

unverkennbar (TSCHERMAK¹, nicht so ZAHN u. a.). Die spektrale Helligkeitskurve ist bei Farbenauslöschung durch exzentrische Bildlage eine ganz ähnliche wie bei Farbenauslöschung durch Beschränkung der räumlichen und zeitlichen Darbietung (also wie unterhalb der Farbenfeld- und der Farbenzeitschwelle, vgl. oben S. 356), während sich gegenüber der Helligkeitsverteilung bei zentraler oder parazentraler Bildlage und oberhalb der Feld- und Zeitschwelle, also speziell bei Vergleich der direkten heterochromatischen Eindrucks-helligkeit, die erwähnte Differenz ergibt. — Die Kurve der Peripheriewerte des sog. Deuteranopen ist wenig (und zwar im Sinne einer geringen Verschiebung der ganzen Kurve nach dem langwelligen Ende, mit Maximum bei 601), jene des Protanopen stark (und zwar im Sinne einer Verschiebung nach dem kurzwelligen Ende, mit Maximum bei 557) von der Kurve des Farbentüchtigen (mit Maximum bei 589–581) verschieden (im Dispersionsspektrum des Auerbrenners — v. KRIES, ANGIER).

Die Kurve der Peripheriewerte des Hellauges ist deutlich verschieden von der Kurve der Dämmerungswerte, und zwar auch von der in gleicher Exzentrität,

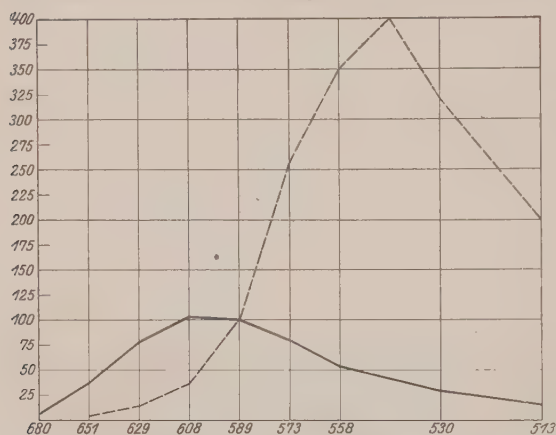


Abb. 145. Äquivalenzkurven der spektralen Helligkeitsverteilung (Dispersionsspektrum des Gaslichtes) — — — — — sog. Peripheriewerte bei Tagesssehen, — — — — — sog. Dämmerungswerte (extrafoveale Durchschnittswerte). (Nach J. v. KRIES).

ja an derselben Netzhautstelle (TSCHERMAK) gewonnenen Dämmerungskurve (vgl. Abb. 143). Im Detail zeigt dies schon der Vergleich der Peripheriewertreihe nach v. KRIES (nur bis L_{513} reichend) mit der Dämmerungskurve von NAGEL (Abb. 145), noch besser die Nebeneinanderstellung der auf gleiche Gipfelhöhe gebrachten Kurve der Peripheriewerte von TSCHERMAK und der „Schwellen“- bzw. Dämmerungskurve von KÖNIG, und zwar sowohl für das Dispersions- wie für das Normalspektrum (Abb. 146). In beiden Fällen erscheinen beim Dämmerungs-

sehen die langwelligen Lichter bis um $L_{550-510}$ relativ benachteiligt, die kurzwelligen, speziell um $L_{540-520}$ begünstigt; es resultiert demgemäß eine Verschiebung des Maximums von 608–589 nach 544 (nach v. KRIES und NAGEL), von 589 (576 N.Sp.) nach 535 (520 N.Sp. — nach TSCHERMAK und KÖNIG).

Nachdrücklich sei betont, daß die Peripheriewerte des Farbentüchtigen *in hohem Maße abhängig sind von der jeweiligen Zustandslage*, und daß daher die Übereinstimmung verschiedenfarbiger Lichter im Peripheriewert (so für Proben zur Untersuchung des Farbensinnes im indirekten Sehen und zur Bestimmung der relativen Grenzen der Farbengesichtsfelder — vgl. S. 354) nur für einen ganz bestimmten Adaptationszustand gilt.

Unter gleichen Bedingungen stimmt die Spektralkurve der Peripheriewerte weitgehend mit den Wertreihen überein, welche nach anderen „farbenauslöschenden“

¹ TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. **82**, 559 (1900). — Vgl. auch bereits C. HESS: Graefes Arch. **25** (4), 1 (1889). — HERING, G.: Pflügers Arch. **47**, 417 (1890) — vgl. auch ebenda **60**, 519, spez. 535 (1895), wo das analoge, weit sinnfälligere Verhalten für das momentan oder dauernd dunkeladaptierte Auge als „PURKINJESCHES Phänomen ohne Veränderung der Lichtstärke bei Wechsel der Sehfeldstellen“ beschrieben wird. Ebenso findet E. HOLM [Graefes Arch. **108**, 1 (1922)] unter L_{560} die peripheren Helligkeitswerte den fovealen überlegen.

den Verfahren“ (v. KRIES) gewonnen werden, nämlich mit den sog. Minimalfeldhelligkeiten und den sog. Minimalzeithelligkeiten (vgl. oben S. 356 — ZAHN), während die Reihe der fovealen Schwellenwerte davon abweicht (BOSWELL).

Man kann die Änderung der relativen Helligkeit im exzentrischen Sehen entweder auf Wegfall der Farben bzw. auf spezifische Helligkeit derselben oder auf regionale Verschiedenheit der Weißvalenzen der einzelnen Lichter beziehen. Daß eine solche besteht, ergibt sich daraus, daß Gleichungen farbloser Lichtergemische verschiedener Zusammensetzung beim Übergang in zunehmend indirekte Betrachtung zwar (vom Maculagebiete abgesehen!) farblos bleiben, jedoch ihre strenge Geltung verlieren, indem beispielsweise die Hälfte Rot + Blaugrün etwas heller wird als die Hälfte Gelb + Blau oder unzerlegtes Mischlicht, umgekehrt die Hälfte Gelbgrün + Violett etwas dunkler als die Hälfte Gelb + Blau oder Mischlicht. Die Netzhautperipherie verhält sich demnach im Hellauge so, als ob sie gegenüber der zentralen und parazentralen Region

relativ dunkeladaptiert wäre. Allerdings ist diese Differenz bei Vergleich verschiedener Stellen des Hellauges erheblich geringer wie jene an derselben Stelle bei Vergleich von Hell- und Dunkeladaptationszustand (TSCHERMAK¹). Ob dieser Faktor zur Erklärung der regionalen Abhängigkeit der spektralen Helligkeitsverteilung ausreicht, ist heute noch nicht entschieden. Jedenfalls darf man sagen, daß die relative Helligkeit der farbigen Eindrücke in erster Linie von der nach Zustandslage und Netzhautregion verschiedenen Weißvalenz abhängt, während das Bestehen eines Einflusses der Farbe auf die Helligkeit und sein Charakter — ob gleichmäßig oder ungleichmäßig — problematisch zu nennen ist. Ungeachtet der nicht bestreitbaren Verschiedenheit der zentralen bzw. parazentralen Helligkeitsverteilung im farbig gesehenen Spektrum und der peripheren Helligkeitsverteilung im farblos erscheinenden Spektrum muß doch deren weitgehende Typenähnlichkeit zugegeben werden.

Bezüglich der Helligkeitsverteilung im extrem indirekten Sehen ist zwar ein Einfluß der untermerkleich gewordenen Farbkomponenten nicht ganz auszuschließen, doch darf dieselbe wohl angenähert als Ausdruck der regionalen Weißvalenzverteilung im Hellspektrum angesehen werden. Danach läuft die Weißvalenzkurve des Hellspektrums im langwelligen Teile relativ erheblich höher als die Weißvalenzkurve des Dämmerungsspektrums, hingegen im kurzwelligen Teile umgekehrt, und liegt der Gipfel der ersteren bei erheblich höherer Wellen-

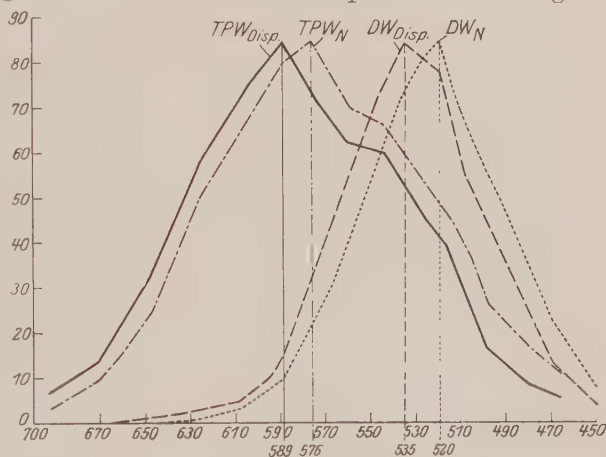


Abb. 146. Äquivalenzkurven der spektralen Helligkeitsverteilung (Dispersionspektrum und Normalspektrum) für das stark exzentrische (38,5°), relativ totalfarbenblinde Tagesehen des Farbentüchtigten, sog. Peripheriewerte (TPW_{Disp} , TPW_N nach TSCHERMAK) und (zentrale) Dämmerungswerte (DW_{Disp} , DW_N bei „Intensitätsstufe“ S nach KÖNIG) bei Reduktion auf gleiche Gipfelhöhe.

¹ TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. **82**, 559 (1900), während J. v. KRIES [Z. Psychol. **15**, 247 (1897) — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 196 (1905)] parazentral hergestellte Gleichungen bei mehr weniger exzentrischer Nachprüfung, gute Helladaptation vorausgesetzt, als mit größter Annäherung gültig bezeichnet.

länge (etwa bei L_{576}) als der Gipfel der letzteren (etwa bei L_{520} mit Überschneidung um L_{540} im Normalspektrum ohne Energieausgleichung) (vgl. Abb. 146).

Von besonderem Interesse ist es, im Anschlusse an die Äquivalenzkurven der spektralen Helligkeitsverteilung auch die Empfindlichkeitskurven des farbig sehenden Hellauges (mit *guter* Helladaptation) und des farblos sehenden Dunkel- auges (mit *vollendeter* Dunkeladaptation) unter Reduktion auf gleiche Gipfelhöhe nebeneinanderzustellen (Abb. 147), welche die Wertreihen von KÖNIG¹ bringt, die der Autor allerdings ausschließlich auf Intensitätsverschiedenheit zurück- führte, und die Helligkeitselektivität bei Tagessehen und bei Dämmerungssehen, auf das isenergetische Spektrum bezogen, zu vergleichen. Die E_T -Kurve weist

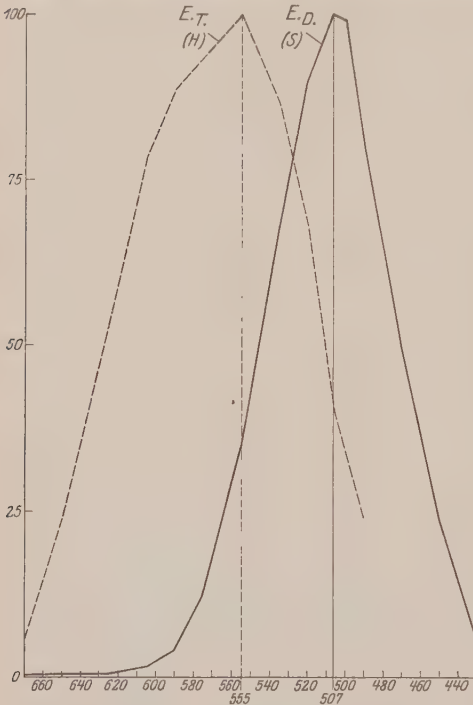


Abb. 147. Spektrale Empfindlichkeitskurven für das Tagessehen (E_T — Intensitätsstufe II) und für das Dämmerungssehen (E_D — Intensitätsstufe S), nach KÖNIG (vgl. Abb. 139), bei Reduktion auf gleiche Gipfelhöhe.

bis zu ihrem Maximum um 555 weit höhere langwellige Ordinaten auf als die E_D -Kurve, unter 525 kehrt sich das Verhältnis um. An der Gipfelstelle der einen Kurve zeigt die andere Kurve noch nicht einmal den halben Ordinatenwert. Die E_T -Kurve ist deutlich asymmetrisch zu ihrem Maximum (555), die E_D -Kurve hingegen angenähert symmetrisch zu ihrem Maximum (507).

Im Anschluß hieran sei an die oben S. 340, Abb. 133, 135, gegebenen *Schemata der Verteilung der Reizwerte, also der Valenzkurven* in dem mit helladaptiertem Auge farbig gesehenen Normalspektrum erinnert, wobei sowohl die mutmaßliche Weißvalenzkurve für den Helladaptationszustand als — vergleichsweise — jene für den Dunkeladaptationszustand (unter Reduktion auf gleiche Gipfelhöhe, also in relativen Werten) eingetragen ist. Das Verhältnis von farbiger Valenz und Weißvalenz eines Spektrallichtes ergäbe einen gewissen Index (abgesehen von dem ergänzenden Weiß- und Schwarzanteil des Eigengraus) für die Sättigung des Farbein-

druckes; doch ist in Wirklichkeit keine vergleichende Messung von farbloser und farbiger Valenz möglich. — Zum Vergleich damit war bereits oben ein analog disponiertes lineares Schema der Valenzkurven in der vollständigen Farbenfolge oder des Farbentonkreises geboten worden (Abb. 134). Betont sei, daß die absoluten Ordinatenwerte der Valenzkurven in den gegebenen schematischen Darstellungen, speziell die Gleichheit der Gipfelhöhen der Hell- und der Dunkel-Weißvalenzkurve, den tatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechen. Es soll eben nur die *relative* Verteilung der Valenzen im Spektrum angedeutet werden, wobei die Darstellung der farbigen Valenzen nur eine grob schematische ist. Im absoluten Maße müßten die Ordinaten der Dunkel-Weißkurve durchweg höher sein als jene in der Hell-Weißkurve, da ja bei Licht-

¹ Vgl. damit die Kurvenpaare von H. BENDER, F. EXNER, A. KOHLRAUSCH, L. L. SLOAN sowie das dazu oben S. 376 Anm. 2 Bemerkte.

abschluß die Weißerregbarkeit für alle Lichter ansteigt, nur für die relativ kurzwelligen weit mehr als für die relativ langwelligen — ebenso im indirekten Sehen weit mehr als innerhalb der Fovea. Während die Form und Gipfellage der beiden Weißvalenzkurven gesichert erscheinen, kann dies heute noch nicht behauptet werden bezüglich der farbigen Valenzkurven; speziell muß die Lage des Maximums der Grünkurve relativ zu den Gipfelpunkten der beiden Weißkurven, bzw. die Koinzidenz mit dem Gipfel der Valenzkurve für das Dämmerungssehen, als noch fraglich bezeichnet werden. Die in Abb. 133—135 gegebene Darstellung ist daher als eine rein schematische zu betrachten.

Nach dem vorher Bemerkten läßt sich, wie hier mit Nachdruck bemerkt sei, aus der Verteilung der subjektiven Helligkeit kein zuverlässiger Schluß auf den Farbensinn ziehen. Jedenfalls ist die Verschiedenheit der spektralen Helligkeitskurve im Dunkelaug und im Hellauge, beim Dämmerungs- und beim Tagessehen — wenigstens in erster Linie — nicht auf den Ausfall oder das Hinzutreten der Farben zu beziehen, sondern auf die qualitative, elektive Veränderung der Weißerregbarkeit — auf die adaptative Veränderung der Weißvalenzen, deren Kurve für das Dunkelaug anders gestaltet ist als für das Hellauge. Beweisend für diese Auffassung ist bereits die Abhängigkeit farbloser Gleichungen vom Adaptationszustand — nicht aber von der Lichtstärke an sich — sowohl beim Farbentüchtigen (TSCHERMAK, bestätigt von v. KRIES) als auch beim Partiielfarbenblinden bzw. sog. Grünblinden oder Deuteranopen (KÖNIG, NAGEL). Dazu kommt die starke Verschiedenheit der Helligkeitsverteilung in dem mit der Netzhautperipherie des Hellauges farblos gesehenen Spektrum und in dem vom Dunkelaug auf niedriger Intensitätsstufe farblos gesehenen Spektrum, also die Differenz von Peripheriewerten und Dämmerungswerten (v. KRIES, TSCHERMAK) — im Gegensatz zu der mäßigen Differenz zwischen der Helligkeitsverteilung für die farbig sehende zentrale oder parazentrale Region und für die unter den gewählten Umständen farblos sehende periphere Region des Hellauges. Ist auch der letztere Unterschied nicht zu leugnen, bleibt auch ein gewisser Einfluß der Farbe auf die Helligkeit zentral und parazentral, ja selbst peripher wohl möglich, sind auch farblose Gleichungen selbst wieder etwas von der Netzhautregion des Hellauges abhängig und daher die Peripheriewerte vielleicht nicht rein den peripheren Weißvalenzen, diese wieder nicht einfach den zentralen Weißvalenzen gleichzusetzen, so ist doch der Schluß auf eine wesentliche, qualitativ-elektive Inkonzanz oder Verschiedenheit der Weißvalenzen für dieselbe Netzhautregion des Hell- und des Dunkellauges durchaus berechtigt. Andererseits ist eine Differenz in der Helligkeitsverteilung des vom Dunkelaug auf niedriger Intensitätsstufe farblos und auf hoher Intensitätsstufe farbig gesehenen Spektrums — Erhaltenbleiben des Zustandes vorausgesetzt — auf einen spezifischen Helligkeitseinfluß der Farben zu beziehen. Es ist demnach eine spektrale Helligkeitskurve mit hohen Werten in der langwelligen, niedrigen in der kurzwelligen Hälfte und mit einem relativ langwelligen Maximum möglich bei farbigem, zentralen oder mäßig exzentrischen Sehen, wie bei farblosem, stark exzentrischen Sehen des Hellauges, während eine Kurve mit niedrigen Werten in der langwelligen, hohen in der kurzwelligen Hälfte und mit einem relativ kurzwelligen Maximum bei farblosem Sehen des Dunkellauges und anscheinend eine gewisse Mittelkurve bei farbigem Sehen des Dunkellauges gilt. Eine solche ist auch für das Hellauge des sog. Rotblinden festgestellt, während bei typischer angeborener Totalfarbenblindheit dauernd die Kurve des Dämmerungssehens, bei erworbener solcher im Hellzustand eine der Hellkurve des Farbentüchtigen analoge Wertreihe, im Dunkelzustand die Dämmerungskurve gilt. Wenn auch Farbsehen und Dämmerungskurve niemals vereint vorgefunden werden, auch

das PURKINJESCHE Phänomen nicht vermißt wird ohne typische totale Farbenblindheit, so muß es doch als recht problematisch bezeichnet werden, aus der Helligkeitsverteilung auf das Vorhandensein oder Fehlen von Farbensinn schließen zu wollen. — Analoges gilt von dem Ausfall solcher objektiver Reaktionen, welche der subjektiven Helligkeit parallel gehen — wie Pupillenspiel oder bioelektrische Reaktion. Bezüglich der Reizwerte farbiger Lichter für den zentralen pupillomotorischen Bezirk (nicht so für die exzentrischen Netzhautpartien, welche zwar noch optisch, nicht mehr aber pupillomotorisch funktionieren) genüge es hier — nach den Untersuchungen von HESS¹ an seinem Differential-Pupillooskop — folgende Übersicht zu geben:

	Farbentüchtiger im Hellzustand, bzw. beim Tagessehen	Sog. Rotblinder oder Protanop	Farbentüchtiger im Dunkelzustand bzw. beim Dämmerungssehen und typischer Totalfarbenblinder
Rotes Licht . .	9,7 (8,3—11)	1,85 (1,5—2,2)	etwa 0,5 (< 0,6)
Blaues Licht . .	2 (1,5—2,5)	5,5 (bis 5—6)	10,4 (9,0—11,8)

Das PURKINJESCHE Phänomen verrät sich somit auch pupillomotorisch mit großer Deutlichkeit. (Hingegen ergeben sich keine charakteristischen Unterschiede im Pupillenspiel zwischen Farbentüchtigten und gelblichtsichtigen Rotgrünblinden bzw. sog. Grünblinden oder Deuteranopen trotz des Vorhandenseins des Rotgrünsinnes bei den ersteren, seines Fehlens bei den letzteren.)

Der oben eingenommene Standpunkt gilt speziell auch bezüglich der Beurteilung des Sehens der Tiere. Auch hier kam nicht die aus objektiven Reizwerten oder Reaktionen (Phototaxis, Pupillenspiel u. a.) erschlossene Verteilung der subjektiven Helligkeit einfach als entscheidend betrachtet werden für das Bestehen oder Fehlen von Farbensinn (so mehrfach seitens C. HESS²). Umgekehrt darf aber auch Helligkeitsverteilung und Farbensinn nicht einfach als unabhängig voneinander behandelt werden. Auch bei Tieren muß neben Erschließung der relativen Helligkeit das Reaktionsvermögen auf geeignetes Futter bei verschiedener Bestrahlung (Probe auf „Sichtbarkeit“ oder „Unsichtbarkeit“), das Verhalten bei Wechselbelichtung, d. h. plötzlichem Wechsel von Stärke und Qualität der Beleuchtung geprüft werden (so auch bei HESS), andererseits müssen aber auch *methodisch einwandfreie*³ Wahl- und Dressurversuche über Unterscheiden oder Verwechseln farbiger und farbloser Objekte herangezogen werden (v. FRISCH, KNOLL, KÜHN). Dabei ist ein eventuelles Unterscheiden auch noch nicht beweisend für das Bestehen von Farbensinn, vielmehr ist weitestgehende Abstufung speziell der farblosen Vergleichsobjekte zu fordern, eingehende Berücksichtigung der Beimengung von Ultraviolett sowie speziell der Geschwin-

¹ HESS, C. v.: Graefes Arch. **90**, 382 (1915) — Arch. Augenheilk. **80**, 213 (1916) — Erg. Physiol. **20**, 1, spez. 34 (1922) — Methodik spez. S. 355ff. — Siehe auch M. SACHS: Pflügers Arch. **52**, 79 (1892) — Graefes Arch. **39** (3), 108 (1893) — Z. Psychol. u. Physiol. **22**, 386 (1900). — ABELSDORFF, G.: Z. Psychol. u. Physiol. **22**, 81, 451 (1900) — Arch. Augenheilk. **41** (2), 155 (1900) — Arch. Anat. u. Physiol. **1900**, 561. — POLIMANTI, O.: Arch. Ottalm. **14**, 85 (1906). — ENGELKING, E. (bei totaler Farbenblindheit): Z. Sinnesphysiol. **50**, 319 (1919) — Klin. Mbl. Augenheilk. **66**, 707 (1921); **69**, 177 (1922). — GROETHUYSEN, G.: Arch. Augenheilk. **87**, 152 (1920); **88**, 82 (1921). — LAURENS, H.: Amer. J. Physiol. **64**, 47 (1923). — KOHLRAUSCH, A. u. W. VOLLMER: Tab. Biol. **1**, 305 (1925).

² HESS, C. v.: Vergleich. Physiologie des Gesichtssinnes. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **4**, 555 (1910) — Methoden zur Untersuchung des Licht- und Farbensinnes sowie des Pupillenspiels. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. V, T. 6, S. 159, spez. 300ff. — Farbenlehre. Erg. Physiol. **20**, 1, spez. 67ff. (1922).

³ Speziell ohne Komplikation durch mnestiche Faktoren, zumal durch Eindrücke des Ortsgedächtnisses.

digkeit, mit welcher Hell- und Dunkeladaptation erfolgt. Doch sei bezüglich alles Weiteren auf die Spezialdarstellung in diesem Handbuche verwiesen.

4. Lichtstärke und Helligkeit von Einzellichtern.

(Unterschiedsempfindlichkeit; Problem des WEBERSchen und des FECHNERSchen Gesetzes.)

Das Verhältnis von Lichtstärke und Helligkeit wurde bereits allgemein als Nicht-Parallelismus und als eine komplexe, von sonstigen Faktoren (spezifische Empfindlichkeit, Farbigkeit, Weißvalenz, Zustand, retinale Regionalität, Kontrastwirkung der Umgebung) mitbeeinflusste Funktion bezeichnet, so daß Helligkeitsgleichheit verschiedenfarbiger oder farbiger und farbloser Lichter verschiedener Zusammensetzung durchaus nicht Energiegleichheit der verglichenen homogenen oder komplexen Strahlungen bedeutet. Es bleibt aber dabei die Möglichkeit, daß für jedes einzelne Licht, speziell für eine bestimmte, farblos erscheinende komplexe Strahlung, eine einfache gesetzmäßige Beziehung zwischen Lichtstärke und Helligkeit bestünde — allerdings unter der nicht streng realisierbaren Voraussetzung, daß die physiologischen Faktoren, speziell der Erregbarkeitszustand, konstant bleiben. Dazu gehört vor allem, daß nicht die Gesamtbeleuchtung verändert wird. Zunächst bestünde die Möglichkeit, daß gleich großen absoluten Unterschieden der objektiven Lichtstärken auch gleich große Unterschiede der subjektiven Helligkeiten entsprächen. Dies ist jedoch durchaus nicht der Fall, vielmehr fallen die Helligkeitszuwächse um so geringer aus, je höher die Lichtstärken sind (speziell dargestellt von HERING¹).

Ebenso erweist sich die Annahme unzulässig, daß gleichen Verhältnissen der Lichtstärken gleich große Unterschiede an Helligkeit entsprechen, daß also bei Variieren der Intensität zweier Lichter unter Konstanthalten der Relation beider der Unterschied beider Eindrücke gleich groß bleibe ($E_1 - E_2 = E_3 - E_4 = d$, wenn $\frac{R_1}{R_2} = \frac{R_3}{R_4} = k$). Während FECHNER diese Hypothese — abgesehen von sehr geringen oder sehr großen Lichtstärken — für zutreffend erachtete, läßt sie sich schon für mittlere Intensitäten als unzutreffend erweisen. So ergibt eine Kombination von weißen und schwarzen Kreisscheiben von dreierlei Größen mit den Weißsektoren 90°, 180°, 360° also $\frac{R_1}{R_2} = \frac{R_3}{R_4} = 2$ (vgl. Abb. 148) den Eindruck von drei Ringen, deren mittlerer an Helligkeit bestimmt nicht genau in der Mitte, sondern dem mindest hellen deutlich näher steht als dem hellsten; der Unterschied zwischen dem zweiten und ersten Ring ist durchaus nicht gleich dem Unterschied zwischen dem zweiten und dritten Ring. Allerdings hängt die subjektive Distanzierung der drei Graustufen noch von ihrer Reihung sowie von der Helligkeit der Umgebung ab; so verschiebt Schwarzaddition durch Kontrastwirkung seitens eines hellen Umfeldes die subjektiven Abstände der drei Ringe oder Ringstücke sehr erheblich. (Vgl. die analogen Versuche von DELBOEUF, LEHMANN und NEIGLICK, zwischen zwei gegebenen Helligkeiten die mittlere herzu-

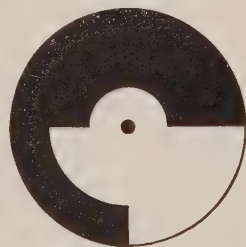


Abb. 148. Scheibe zur Demonstration der Abhängigkeit des Unterschiedes der Grauempfindungen von der absoluten, nicht bloß von der relativen Stärke der Lichtreize.

¹ HERING, E.: G.-Z. S. 74ff. (vgl. auch S. 198ff.) — unter Aufklärung des scheinbar positiven Ergebnisses (Gleichheit des ebenmerklichen Unterschiedes bei einem Wechsel der Lichtstärke von 33 [von diffusem Tageslicht vollbeleuchtetes weißes Papier]: 1) bei S. JOHANNSON u. K. PETRÉN: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) 15, 35, 72 (1903).

stellen¹). Versucht man, eine Skala äquidifferenter Graustufen herzustellen, so ergibt sich kein konstanter Quotient der Lichtstärken benachbarter Stufen, sondern eine ziemlich stetige Abnahme (2,25 — 2,11 — 2,05 — 1,77 — 1,72 — 1,68 — 1,98 nach EBBINGHAUS²). — Würden die deutlichen Helligkeitsunterschiede ausschließlich vom Verhältnis der Lichtstärken, nicht von den absoluten Größen derselben abhängen, dann müßte die Sehschärfe innerhalb weiter Grenzen der Beleuchtung gleichbleiben — was jedoch durchaus nicht der Fall ist (speziell dargelegt von HERING, und zwar sowohl in Sukzessiv- wie bei Simultanvergleichsversuchen³).

Das bisher mit negativem Ergebnis Ausgeführte betraf das Gebiet *deutlicher Helligkeitsunterschiede*. Es wäre jedoch denkbar, daß sich wenigstens für *eben merkliche Unterschiede* eine einfache Beziehung, und zwar eine Unabhängigkeit der Unterschiedsempfindlichkeit von der absoluten Lichtstärke ergäbe. So tritt das WEBERSCHE Gesetz⁴ (analog BOUGUER, MASSON, BABINET) die These,

¹ DELBOEUF, A. LEHMANN u. H. NEIGLICK: Zitiert Anm. 4 — vgl. dazu E. HERING: G.-Z. S. 83.

² EBBINGHAUS, H. (nach dem Vorgang von PLATEAU): Zitiert Anm. 4 — vgl. dazu E. HERING: G.-Z. S. 82ff. — Siehe ferner A. MINTZ (unter KOFFKA **10**, 299 [1928]), welcher bei der Ermittlung äquidistanter Helligkeiten auch Gestaltfaktoren als mitwirkend erachtet.

³ HERING, E.: G.-Z. S. 84ff., 202.

⁴ Für den Lichtsinn als zutreffend angegeben von E. H. WEBER: Wagners Handwörterb. d. Physiol. **3** (2), 481 (1846) — Ber. sächs. Ges. Wiss. **1852**, 85 — Abh. sächs. Ges. Wiss., Math.-phys. Kl. **4**, 457 (1858); **5**, 58 (1859). — FECHNER, TH.: Elemente der Psychophysik **1**, 211. Leipzig 1860; 3. Aufl., **1** (1907). — BABINET: C. r. Acad. Sci. **46**, 358 (1857). — VOLKMANN, A. W.: Physiol. Unters. **1**, 117 (1863). — NEIGLICK, H. (unter A. LEHMANN): Wundts Philos. Stud. **4**, 28 (1887) — Zur Psychophysik des Lichtsinnes. Leipzig 1887. — SCHIRMER, O. (Konstanz der relativen Unterschiedsempfindlichkeit zwischen 2,5 und 1000 Meterkerzen): Graefes Arch. **36** (4), 121 (1890). — LASAREFF, P. (mit der Forderung einer Feldgröße nicht unter 40'): Pflügers Arch. **142**, 235 (1911) — (betr. Einfluß der Geschwindigkeit des Reizzuwachses auf die Reizschwelle) ebenda **150**, 371 (1913) — Z. Sinnesphysiol. **40**, 171 (1913) — Ionentheorie der Reizung. Bern-Leipzig 1923 — Rev. d'Opt. **3**, 65 (1924) — dagegen bereits H. HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 1. Aufl., 312; 3. Aufl., **2**, 147 — Z. Psychol. u. Physiol. **1**, 1 (1890) und besonders H. AUBERT: S. 52ff. (1865); S. 488ff. (1876). — CHARPENTIER, A.: C. r. Acad. Sci. **91**, 49 (1880); **97**, 1373, 1431 (1883); **100**, 361, 1248 (1885) — Arch. d'Optalm. **14**, 400 (1884). — EBBINGHAUS, H.: Pflügers Arch. **45**, 113 (1889) — Grundzüge der Psychologie, 4. Aufl., Leipzig 1919. — SIMON, R.: Z. Psychol. u. Physiol. **21**, 433 (1890). — SPERN, W. (relative Unterschiedsempfindlichkeit für plötzliche Helligkeitsänderung auf relativ kleiner Netzhautfläche [0,031 — 0,040 mm], leichtere Wahrnehmbarkeit im indirekten Sehen): Z. Psychol. **7**, 24 (1894). — JOHANNSSON, S. u. K. PETRÉN: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **15**, 35, 72 (1903). — WERTHEIM-SALOMONSON u. SCHOUTE: Nederl. Tijdschr. Geneesk. **2**, 1141 (1904). — Vgl. ferner E. HERING: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **72**, 310 (1875); L. S. S. 91ff., 171ff. (1878); G.-Z. S. 74ff. (1920). — MÜLLER, G. E.: Erg. Physiol. **2**(2), 267 (1903). — GARTEN, S.: Pflügers Arch. **118**, 233 (1907). — STIGLER, R. (Wachsen der Unterschiedsempfindlichkeit mit der Expositionsdauer): Ebenda **123**, 163 (1909). — SCHJELDERUP, H. K.: Zur Psychophysiologie der Sinnesempfindungen. Upsala 1919 — Z. Psychol. **80**, 226 (1918). — PAULI, R.: Über psychische Gesetzmäßigkeit, insbesondere über das WEBERSCHE Gesetz. Jena 1920 (eine physiologische Begründung der logarithmischen Funktionsbeziehung auf Grund von objektiv-reizphysiologischen Analogien) — (mit A. WENZL) (mit dem Ergebnis, daß das FECHNERSCHE Gesetz günstigenfalls für den Bereich mittlerer Reizstärken zutrefte): Arch. f. Psychol. **51**, 400 (1925). — HECHT, S.: J. gen. Physiol. **7**, 735 (1924). — WIRTH, W. (Sammelbericht): Ber. Physiol. **26**, 388 (1924). — KIESOW, F.: 8. Internat. Psychol.-Kongreß (Groningen **1926**, 314. — Siehe auch A. KÖNIG (relative Unterschiedsempfindlichkeit nur in einem mittleren Intensitätsbereich konstant, bei sehr hohen und sehr niedrigen Lichtstärken geringer): Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **1889**, 641. — BRÜCKNER, A. u. R. KIRSCH: Z. Sinnesphysiol. **46**, 229 (1912). — SCHULZ, H.: Das Sehen. Stuttgart 1920. — Betr. Unterschiedsempfindlichkeit für Beleuchtungseindrücke im Vergleich zu Objektfarben vgl. H. KRÜGER: Z. Psychol. **96**, 50 (1924); bezüglich der Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeitsgefälle, welche — besonders bei großen Gefällen — die Unterschiedsempfindlichkeit für Vergleich konstanter Reize übertrifft, vgl. K. TANZ: Psychol. Forsch. **9**, 354 (1927).

daß zwei verschiedene Lichtstärken (R_1 und R_2) dann einen eben merklichen Helligkeitsunterschied hervorrufen, wenn sie in einem bestimmten Verhältnisse ($\frac{R_1}{R_2} = k$) stehen, welches unabhängig sei von der absoluten Lichtstärke, also bei deren Variation konstant bleibe. Dieses Verhältnis, welches die relative Unterschiedsschwelle bezeichnet, wird allerdings von verschiedenen Beobachtern recht verschieden angegeben — von VOLKMANN speziell auf $\frac{1}{100}$, während andere $\frac{1}{38}$ (STEINHEIL), $\frac{1}{64}$ (BOUGUER, ARAGO) bis $\frac{1}{120}$ (MASSON) fanden und HELMHOLTZ¹ an sich ein Variieren mit wachsender Beleuchtungsstärke, und zwar zunächst ein Ansteigen von der Unterschiedsempfindlichkeit $\frac{1}{17}$ bis $\frac{1}{62}$ (an hellen Sommertagen), darüber hinaus ein Absinken bis $\frac{1}{50}$ (bei direkter Sonnenbeleuchtung) konstatierte. Die Beleuchtung, bei welcher die feinsten Helligkeitsunterschiede erkannt werden, wird von ihm als die „klarste“ bezeichnet; es ist dies eine Tageslichtbeleuchtung von 250 bis 14000 Lux auf Weiß. — Die Unterschiedsempfindlichkeit erweist sich aber nicht bloß abhängig von physikalischen Faktoren, speziell von der Lichtstärke und Wellenlänge, sondern wird auch durch physiologische Faktoren wesentlich mitbestimmt, nämlich durch den jeweiligen Adaptationszustand² und den Simultankontrast. So erscheint die Unterschiedsempfindlichkeit des Dunkelauges gegenüber jener des Hellauges vermindert (TREITEL³); dementsprechend erweist sich auch das letztere dem ersteren an Sehschärfe überlegen — von den geringsten Beleuchtungsstärken abgesehen (vgl. das Kap. Raumsinn). Andererseits ist von großem Einfluß die Beleuchtung der Umgebung eines Feldes, dessen beide Hälften auf eben merklichen Unterschied verglichen werden; ist das Umfeld gleich stark oder stärker beleuchtet als das gehäufte Infeld, so wächst die Unterschiedsschwelle angenähert geradlinig mit der Umfeldintensität — allerdings nur unter der Voraussetzung, daß die Größe des Infeldes 1° nicht überschreitet⁴. Ist das Umfeld lichtschwächer als das Infeld bzw. lichtlos, so ergibt sich bei (mäßiger) Variation der Intensität innerhalb des Infeldes Konstanz der relativen Unterschiedsschwelle (SCHJELDERUP⁵).

Nach der WEBERSchen Voraussetzung einer konstanten Relation für den eben merklichen Zuwachs wären, wenn die Stufen 100 und 101 eben unterscheidbar sind (VOLKMANN), dies auch die Stufen 200 und 202, 300 und 303 — kurz, die Stufen $n \cdot R_1$ und $n \cdot (R_1 + \Delta R)$, worin ΔR die Unterschiedsschwelle von R_2 gegen R_1 bedeutet. Bei geradlinig wachsender Reizstärke sollte der zu einem eben merklichen Empfindungsunterschied erforderliche absolute Reizzuwachs in einem ganz konstanten Verhältnisse, also gleichfalls geradlinig, aber mit bestimmter Steilheit zunehmen, also der relative Reizzuwachs konstant bleiben ($\frac{R + \Delta R}{R} = k$ oder $\frac{\Delta R}{R} = k' = \text{Unterschiedskonstante nach FECHNER}$), unabhängig von der absoluten Reizgröße. Die kleinsten empfindbaren Unterschiede seien

¹ HELMHOLTZ, H. v.: *Physiol. Optik*, 2. Aufl., S. 394 (1896). Siehe dazu A. KÖNIG: *Ges. Abh.* S. 149ff. (1903).

² So erachtet E. CARSTEN [*Acta ophthalm. (Københ.)* 2, 125 (1924)] nach Versuchen mit der MASSONschen Scheibe unter Intensitätsvariation mit TSCHERNINGSchen Gläsern das WEBERSche Gesetz nur dann als angenähert zutreffend, wenn das Auge Zeit hat, sich an die jeweilige Beleuchtung zu adaptieren.

³ TREITEL, TH.: *Graefes Arch.* 35, 50, spez. 61, 64 (1889).

⁴ Über die Abhängigkeit der Unterschiedsempfindlichkeit von der Bildgröße bzw. von der Zahl der erregten Zapfen innerhalb der Fovea vgl. M. HEINZ u. F. LIPPAY: *Pflügers Arch.* 218, 437 (1927).

⁵ SCHJELDERUP, H. K.: *Psyke* 14, 53 (1919) — (unter Deduktion einer besonderen, vom Simultankontrast verschiedenen Wechselwirkung der Sehfeldstellen) *Z. Sinnesphysiol.* 51, 188 (1920). — DITTMERS, F.: *Ebenda* 51, 214 (1920). SEFFERS, K.: *Ebenda* 53, 255 (1922). — Weitere Zitate s. S. 388, Anm. 4, vgl. auch S. 481.

streng proportional der ganzen empfundenen Größe. Unter Berücksichtigung des Eigenlichtes der Netzhaut, für welches ein endogener Reiz von der Stärke α angesetzt wird¹, und der Ausdehnung der beanspruchten Netzhautfläche f (bzw. ihres Zuwachses Δf) ergibt sich (nach HELMHOLTZ, für niedrige Reizstärken bestätigt von KÖNIG und BRODHUN) die Formel:

$$I_E = A \frac{\Delta_R}{R + \alpha} \quad \text{oder} \quad \Delta_R \int_0^{\alpha} \frac{\Delta f}{R + \alpha} = \text{konstant.}$$

Für höhere Reizstärken ($R \gg \alpha$) wird die Beziehung angegeben (LASAREFF):

$$\frac{\Delta_R}{R} \cdot f = \text{konstant.}$$

Aus der WEBERSchen Gleichung $\left(\frac{\Delta_R}{R} = k'\right)$ wurde von FECHNER die Folgerung abgeleitet, daß der konstante relative Reizzuwachs zu einem konstanten Zuwachs an Empfindungsstärke führe $\left(\Delta_E = A \cdot \frac{\Delta_R}{R}\right)$, daß also eben merkliche Unterschiede subjektiv gleich groß seien, unabhängig von der absoluten Empfindungsstärke. Hieraus ergibt sich durch Integration die Beziehung $E_1 - E_2 = \log \frac{R_1}{R_2}$, d. h. der Stärkeunterschied zweier Empfindungen oder ein Empfindungszuwachs entspricht dem Logarithmus der Relation der Reizstärken. Das damit bezeichnete *psychophysische Gesetz nach FECHNER* läßt sich² bei Ansetzen von $\Delta_E = \frac{\Delta_R}{R}$ bzw. von $\frac{\Delta_E}{\Delta_R}$ als einer stetigen Funktion von R auch in die Exponentialformel bringen $R = K \cdot e^E$ bzw. $\Delta_R = e^E \cdot \Delta_E$ und daraufhin in die Differentialgleichung

$$\int \frac{\Delta_R}{\Delta_E} \cdot \Delta_E = e^E + C.$$

Ganz allgemein gesprochen bedeutet das FECHNERSche Gesetz die hypothetische Erfassung der Größenbeziehung von Empfindung oder Erregung und Reiz ($E = f(R)$) überhaupt als einer logarithmischen, wobei die Empfindungsintensität dem Logarithmus, die Reizstärke dem Numerus entspricht (und zwar unter der Voraussetzung gleicher Erregbarkeit) — nach der Formel $E = \log R$ oder $E = k \cdot \log \frac{R}{S_R}$, worin S_R den Schwellenwert des Reizes bezeichnet. Nun ist aber beim Gesichtssinn die Empfindung stets mehrkomponentig, durch das Eigengrau kompliziert. Auch nehmen zahlreiche Faktoren Einfluß: so insbesondere die Ausdehnung der gereizten Fläche bzw. die gegensinnige Wechselbeziehung in Form des Binnen- wie des Umgebungskontrastes. Wird doch die an einer beschränkten Sehfeldstelle geprüfte Unterschiedsempfindlichkeit gerade durch die Zu- oder Abnahme der Helligkeit der Umgebung entscheidend mitbestimmt³! Ebenso ist von Einfluß die variable Erregbarkeit bzw. der wechselnde Zustand des Sehorgans, indem die Unterschiedsempfindlichkeit und damit

¹ Vgl. A. W. VOLKMANN'S Gleichsetzung des Eigenlichtes mit der Reflexionsstärke von schwarzem Samt, beleuchtet durch eine Stearinkerze aus 9 Fuß Entfernung; ferner N. INOUE u. S. OINUMA: Graefes Arch. **79**, 145 (1911).

² N. BERNSTEIN [Russ. Z. Psychol. **1**, 21 (1922) — ref. Zbl. Ophthalm. **11**, 136 (1924)] vertritt die Auffassung, daß das WEBERSche Gesetz zwar nicht für die Reizgrößen, wohl aber für die Reizungsgrößen bzw. Konzentrationsgrößen reizender Ionen streng gelte [vgl. auch P. LASAREFF: Rev. d'Opt. **3**, 65 (1924)].

³ HERING, E.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **72**, 310 (1875) — G.-Z. S. 81ff.

die Sehschärfe des Dunkelauges sich als erheblich geringer erweist¹ (vgl. S. 389), ebenso die relativ lang anhaltende Nachwirkung vorangegangener Reizung. Der komplizierende Einfluß des Reizbarkeitsfaktors (*Rb*) wurde durch Einbeziehung in die Formel $E = f(Rb \cdot R)$ berücksichtigt (G. E. MÜLLER²), ohne daß diese damit ausreichen würde.

Die empirische Prüfung der WEBERSchen Formel hat zwar für den Temperatursinn und für den optischen Raumsinn (vgl. unten) bei Verwendung mittlerer Reizgrößen eine weitgehende Annäherung ergeben. Stärkere Abweichungen wurden bereits für den Drucksinn³ und den Gehörsinn, die stärksten für den Gesichtssinn gefunden; hier entspricht ja die Helligkeit nicht einfach der Gesamtintensität oder dem Gewicht der Empfindung, da in der Helligkeit nur die Weiß-, nicht auch die Schwarzkomponeute zum Ausdruck kommt — wenn auch zwischen farbloser Helligkeit und Gewicht eine zwangsläufige Koppelung wahrscheinlich ist (vgl. oben S. 300). Ganz abgesehen von dieser Komplikation ergibt die Beobachtung für geringere Lichtstärken keine Unabhängigkeit, sondern eine deutliche Abnahme der Unterschiedsempfindlichkeit mit Abnahme der absoluten Helligkeit und zwar etwa entsprechend dem Logarithmus der Lichtintensität (von FECHNER auf Einmischung des Eigenlichtes bezogen). Analoges gilt für hohe Lichtstärken⁴. Nur für ein bei einwandfreier Beobachtung mehr und mehr zusammenschrumpfendes⁵ Intervall mittlerer Intensitäten ergibt sich einigermaßen dasselbe Optimum der Unterschiedsempfindlichkeit (mit $\frac{1}{1.36}$ für das Hellaug — bei einer Lichtstärke, die etwas geringer ist als jene des diffusen Tageslichtes — zuerst von AUBERT⁶ festgestellt). Bei gleichmäßiger Beleuchtungsänderung des ganzen Sehfeldes ergab sich Inkonstanz der relativen Unterschiedsempfindlichkeit bei Änderung der Intensität der Gesamtbeleuchtung und angenäherte Konstanz für geringe Änderungen bei hoher Intensität (GARTEN). Zudem ist, wie bereits früher bemerkt, der Adaptationszustand von wesentlichem Einfluß, indem die Unterschiedsempfindlichkeit mit Dunkeladaptation erheblich abnimmt. Bei Untersuchungen über das WEBERSche Gesetz ist somit möglichste Konstanterhaltung des Adaptationszustandes Vorbedingung (SCHIRMER, JOHANNSON und PETRÉN — vgl. S. 442). Ebenso muß die Abhängigkeit der Unterschiedsempfindlichkeit vom Simultankontrast nachdrücklich betont werden (vgl. S. 481). Es ist als ein unberechtigtes Vorurteil zu bezeichnen, daß mit wachsender Lichtstärke notwendig auch die „Stärke“ der entsprechenden Lichtempfindung wachsen

¹ Betr. Unterschiedsempfindlichkeit bei Helladaptation vgl. W. LOHMANN: Pflügers Arch. **143**, 567 (1912).

² MÜLLER, G. E.: Zur Grundlegung der Psychophysik. Berlin 1878, spez. S. 269 — vgl. dazu W. WIRTH: Arch. f. Psychol. **46**, 125, spez. 140 (1908). — Bereits G. TH. FECHNER hat die Hypothese ausgesprochen, daß zwei auf verschiedenen erregbaren Stellen wirkende Reize dann gleich große Erregungen bewirken, wenn die Reizstärken den Erregbarkeitsgrößen umgekehrt proportional wären, d. h. die Produkte aus Reizstärke und Erregbarkeitsgröße gleich wären. Vgl. dazu auch J. v. KRIES: Graefes Arch. **23** (2), 32 (1877). — DITTLER, R. u. L. ORBELI: Pflügers Arch. **132**, 338 (1910) sowie die späteren Ausführungen über den Proportionalatz für farbige Verstimmlung (S. 451).

³ Speziell bei Prüfung eines einzelnen Tastpunktes [JANSEN, K. (unter M. v. FREY): Z. Biol. **73**, 167 (1921)], während bei Prüfung einer Gruppe von Tastpunkten weitgehende Annäherung angegeben wird [vgl. neuerdings F. KIESOW: Arch. f. Psychol. **47**, 1 (1924)]. Vgl. auch A. LEONTOWITSCH: Z. Psychol. u. Physiol. **43**, 1 (1909).

⁴ Wenigstens angedeutet scheint auch für den Lichtsinn eine Asymmetrie der Unterschiedsempfindlichkeit in dem Sinne zu bestehen, daß eine Reizvermehrung leichter bemerkt wird als eine Reizverminderung [CHIBA, T.: Z. Psychol. **92**, 177 (1923)].

⁵ HERING, E.: G.-Z. S. 91, 99.

⁶ AUBERT, H.: S. 54ff. (1865); S. 488ff. (1876). — Vgl. die auf sehr niedrigen Intensitätsstufen von A. CHARPENTIER beobachteten erheblichen Abweichungen [C. r. Acad. Sci. **97**, 1373 (1883); **100**, 361, 1248 (1885) — Arch. d'Ophtalm. **14**, 400 (1884)].

müsse (HERING¹). Schon für die Unterschiedsempfindlichkeit ist eine wahrhaft geradlinige Beziehung, wie sie bei völliger Einflußlosigkeit der absoluten Reizstärke im Sinne WEBERS bestünde, weit weniger wahrscheinlich als eine einer Kurve entsprechende. Bereits für den einfachsten schematischen Fall einer tatsächlich logarithmischen Beziehung ergäbe sich innerhalb eines gewissen mittleren Intervalles eine hinreichende Annäherung der Kurve an eine Gerade, um innerhalb dieser Grenzen die WEBERSche Formel schematisch als „zutreffend“ ansetzen zu können (vgl. das Schema Abb. 149). Das durch das WEBERSche Gesetz gekennzeichnete Verhalten des Wachstums des absoluten Wertes der Unterschiedsschwelle mit der Reizstärke und der (angenäherten) Konstanz der relativen Unterschiedsempfindlichkeit kann als Anpassungsleistung betrachtet werden, indem dadurch ein Gleichbleiben des subjektiven Unterschiedes, speziell der Schwellennähe zwischen zwei verschieden stark lichtreflektierenden Flächen trotz wechselnder Beleuchtung erreicht wird (HERING, SCHIRMER, BRÜCKNER²).

Andererseits widerspricht die FECHNERSche Folgerung, daß ebenmerkliche Unterschiede bei verschiedener Empfindungsstärke subjektiv gleich groß seien

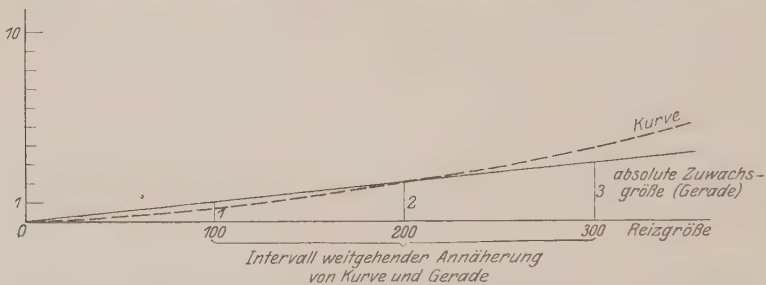


Abb. 149. Schema des WEBERSchen Gesetzes des geradlinigen Anstiegens der absoluten Zuwachsgrößen, also der Konstanz des relativen Zuwachses.

($E_1 - E_2 = E_2 - E_3 = k''$), den Ergebnissen der Empfindungsanalyse, wodurch die Voraussetzung von der Konstanz des ebenmerklichen relativen Reizzuwachses ($\frac{R_1}{R_2} = \frac{R_2}{R_3} = k$) erschüttert wird.

Noch weniger als für farblose Lichter ergibt sich eine Konstanz der *Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede* gegenüber *farbigen, speziell spektralen* Strahlungen, vielmehr gleichfalls eine Zunahme bis zu einem Optimum der Lichtstärke, darüber hinaus Abnahme. Übrigens führt schon bei urfarbigen Lichtern eine Abstufung der Lichtstärke nicht bloß zu einer Änderung der Helligkeit bzw. der Nuance, sondern auch gleichzeitig zu einer Änderung der Sättigung; bei mischfarbigen Lichtern erfolgt überdies noch eine Änderung des Farbentons (vgl. oben S. 348). Die Unterschiedsempfindlichkeit wird also gleichzeitig nach verschiedenen Richtungen hin beansprucht. Vergleicht man die einzelnen Strahlungen untereinander, so ergibt sich — allerdings ohne Berücksichtigung der ungleichmäßigen Energieverteilung in einem Spektrum und ohne Berücksichtigung der relativen Helligkeit sowie der relativen Lichtstärke von farbigem und weißem Licht — eine anscheinende Verschiedenheit. Nach der einen Me-

¹ HERING, E.: G.-Z. S. 30.

² BRÜCKNER, A.: Schweiz. med. Wschr. 1925, Nr 12. Vgl. auch dessen Einschränkung der Gültigkeit des WEBER-FECHNERSchen Gesetzes schon bei klinischer Prüfung [Z. Augenheilk. 58, 74 (1925)]. Siehe auch die Betrachtung des WEBERSchen Gesetzes als eines Gesetzes der biologischen Inkonzanz seitens H. RÖNNE [Hosp.tid. (dän.) 70, Nr 6 (1927)].

thode (LAMANSKY, DOBROWOLSKY¹) ergab sich für Gelb, Grün ($\frac{1}{2} \frac{1}{6} \frac{8}{8}$) und Blau ($\frac{1}{2} \frac{1}{2} \frac{2}{2}$) eine größere Unterschiedsempfindlichkeit als für Weiß ($\frac{1}{1} \frac{6}{6} \frac{6}{6}$), für Violett ($\frac{1}{1} \frac{6}{6} \frac{6}{6}$), Orange ($\frac{1}{7} \frac{1}{8}$) und gar Rot ($\frac{1}{7} \frac{1}{6}$) eine geringere; eine andere Methode (DOBROWOLSKY) ließ Blau und Violett bevorzugt erscheinen gegenüber Weiß (vgl. auch das oben S. 349 Bemerkte).

Rückblickend dürfen wir wohl sagen, daß mit den WEBER-FECHNERSchen Formeln ein Schritt von der relativen Reizmessung zur relativen Empfindungsmessung im Sinne der Psychophysik nicht erreicht erscheint. Eine wahre Messung der zweifellos intensiv abgestuften Empfindungsqualität „Helligkeit“, wie überhaupt ein psychisches Maßsystem bleibt uns versagt und wir müssen uns resigniert mit bloßer objektiver Charakteristik, z. B. Abstufung eines Vergleichslichtes, gegründet auf Gleichheit im Helligkeitseffekte, begnügen — nie vergessend, daß selbst diese Charakteristik für verschiedenartige Lichter keine unmittelbar vergleichbaren Werte liefert! Günstigenfalls kann man von einer Geltung des WEBERSchen wie des FECHNERSchen Gesetzes für den Bereich mittlerer Intensitäten sprechen (speziell PAULI und WENZL).

Mit der eben am sog. psychophysischen Grundgesetz nach WEBER-FECHNER im allgemeinen geübten Kritik sei nicht verkannt, daß gewisse andere quantitative Beziehungen von Empfindung und Reiz — nicht aber die Beziehung von Empfindungsintensität und Reizstärke — recht angenähert logarithmischen Charakter erkennen lassen. Speziell gilt dies für die Abhängigkeit der Empfindungszeit sowie der Gipfelzeit nach EXNER, PIÉRON und KLEITSMANN von der Belichtungsintensität (FRÖHLICH, BAYER), ähnliches für die Beziehung von Empfindungszeit und Reizdauer (VOGELSANG²) sowie von Empfindungszeit und Spaltgeschwindigkeit (MONJÉ — s. 423, 425. 430). Hingegen ist eine *Geltung des Gesetzes der maximalen Reaktion* („Alles oder Nichts“), welches für die Erregungsleitung in der unermüdeten normalen, motorischen Nervenfasern³ sowie für die Kontraktion der quergestreiften Muskelfaser⁴ von zahlreichen Autoren vertreten wird, für den Sinnesnerven⁴, speziell für das Auge abzulehnen, wenigstens in der ursprünglichen Form⁵. Müßte ja für das Zustandekommen stärkerer Erregungen bzw. hellerer Empfindungen die Einbeziehung einer immer größeren Zahl von Netzhauptelementen angenommen werden, was den Ergebnissen der Prüfung des optischen Raumsinnes widerspricht; zeigt doch die Sehschärfe bei Anwachsen der Beleuchtung bis zu einem bestimmten Optimum sogar eine deutliche Zu-

¹ LAMANSKY, P.: Pogg. Ann. **16**, 251 (1870) — Graefes Arch. **17** (1), 123 (1871). — DOBROWOLSKY, W.: Ebenda **18** (1), 66, 74, 92 (1872) — Pflügers Arch. **12**, 432, 441 (1876); **24**, 189 (1881). — CHARPENTIER, A.: Arch. d'Ophthalm. **4**, 488 (1884). — KÖNIG, A. u. E. BRODHUN: Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **1888**, 917; **1889**, 641.

² VOGELSANG, K. (auch betr. WEBER-FECHNERSchen Gesetzes): Erg. Physiol. **26**, 122, spez. 166 (1927).

³ Vgl. die zusammenfassenden Darstellungen von M. VERWORN: Erregung und Lähmung. Jena 1914. — HOFFMANN, P.: Z. Biol. **64**, 247 (1914). — WINTERSTEIN, H.: Narkose. Berlin 1919. — FORBES, A. u. A. GREGG: Amer. J. Physiol. **39**, 172 (1916). — KEITH LUCAS: The conduction of the nerve impulse. London 1917. — ADRIAN, E. D. u. Y. ZOTTERMANN: J. of Physiol. **61**, 151 (1926).

⁴ So bezüglich der Tastpunkte [Dauer der Schwirrempfindung abhängig von der Intensität kurzer Druckreize — FREY, M. v.: Z. Biol. **63**, 345 (1919); (u. GOLDMANN) ebenda **65**, 199 (1919); (u. HANSEN) Sitzgsber. physik.-med. Ges. Würzburg II. XI. 1920 — K. HANSEN: Z. Biol. **73**, 184 (1921)], bezüglich der Wärme- und Kältepunkte [STÜBER, K. (unter H. WINTERSTEIN): Pflügers Arch. **212**, 501 (1926)].

⁵ Hingegen gäbe die These E. D. ADRIANS [mit Y. ZOTTERMANN: J. of Physiol. **61**, 151 (1926)], daß auf wachsende Reizintensität dieselbe Nervenfasern mit einem an Amplitude maximalen Rhythmus steigender Frequenz reagiert, eine sehr wohl diskutabile Grundlage ab; vgl. auch F. W. FRÖHLICH [Grundzüge einer Theorie des Licht- und Farbensinnes. Jena 1921 — Pflügers Arch. **200**, 392 (1923)].

nahme. Auch vermag das Auge sehr kleinflächige Momentreize von weniger als $0,04 \sigma$ Dauer noch in ihrer Intensität voneinander zu unterscheiden (STRÜBER¹).

Des weiteren sei betont, daß die (von WIRTH) als *Fechner-Helmholtz'scher Satz*² bezeichnete Spezialbeziehung prinzipiell unabhängig ist von der allgemeinen psychophysischen Grundformel einer logarithmischen Beziehung von Reizstärke und Erregungsgröße. Jener Satz vertritt das Bestehen einer gewissen Proportionalität zwischen dem Ausmaß der Erregbarkeitsveränderung, wie sie im Sukzessivkontrast bzw. in der Helligkeit der negativen Nachbilder — gewonnen nach einer Reizdauer von 10–20 Sekunden — zur Intensität der zur nachherigen Prüfung verwendeten, sog. reagierenden Reize. Durch sog. Ermüdung wird demgemäß die Erregbarkeit nicht um ein bestimmtes Ausmaß vermindert, sondern in einer bestimmten Proportion, entsprechend einem charakteristischen Koeffizienten auf einen bestimmten Bruchteil reduziert. Dabei wird die Helligkeit des Nachbildes charakterisiert durch das sog. Nachbildmaß D (= jenen Bruchteil oder jenes Vielfache der ursprünglichen Reizgröße, dessen Beimengung gerade zur Kompensation der subjektiven Differenz im Nachbilde erforderlich ist) und der Ansatz vertreten $D = a \cdot x$, worin a das „Gleichungsverhältnis“, d. h. das Verhältnis der Reizstärken bei subjektiver Gleichheit der Empfindungseffekte (also $R_1 : R'_1$ für $E_1 = E'_1$) und x die variable Stärke des reagierenden Reizes bezeichnet; das Verhältnis $\frac{D}{R_1}$ wird als *relatives* Nachbildmaß bezeichnet.

Es wird beispielsweise die relative Belichtungssteigerung des Umfeldes ermittelt, welche eben zur Ausgleichung des von einem dunkelgrauen Infeld auf mittelgrauem Grunde gewonnenen hellen Feldnachbildes erforderlich ist, und zwar unter schrittweisem Wechsel des Umfeldes. Die von FECHNER und HELMHOLTZ vermutete Proportionalitätsformel $D = a \cdot x$ bzw. $\frac{D}{x} = a = \text{konstant}$ hat sich bei experimenteller Erprobung (WIRTH) für mittlere Reizstärken als angenähert zutreffend erwiesen, während bei niederen Reizwerten das relative Nachbildmaß deutlich zunimmt. Bei Benutzung von (für die jeweilige Zustandslage) helligkeitsäquivalenten farbigen Reizen ergibt sich übrigens gleichfalls angenäherte Gültigkeit des obigen Satzes, nur sind die Nachbildwerte für Rot und Gelb wesentlich kleiner als für Grün und Blau (WIRTH³). Diese HERINGSche Abweichung von der strengen Proportionalität tritt besonders hervor bei Zustandsverschiedenheit beider Augen (BÜHLER) sowie bei gleichzeitigem Zustandswechsel des beobachtenden Auges im Sinne von Momentandunkeladaptation (so bei

¹ STÜBER, K.: Zitiert auf S. 393 Anm. 5. — Demgegenüber vertritt P. LASAREFF [J. Psychol. u. Neur. **30**, 296 (1924)] eine Geltung des Alles-oder-Nichts-Gesetzes zwar nicht für den photochemischen Prozeß, wohl aber für den N. opticus, ebenso L. TH. TROLAND [J. opt. Soc. Amer. **4**, 160 (1920) — Amer. J. physiol. Opt. **5**, 127 (1924)] vgl. auch bereits Proc. opt. Soc. Amer. **1920**] Geltung für die Zapfen. — Siehe ferner Ch. S. MYERS, Brit. J. Psychol. **6**, 137 (1913). — ADRIAN, E. D.: Erg. Physiol. **26**, 501, spez. 517 (1927).

² HELMHOLTZ, H.: Physiol. Optik, 1. Aufl., 362; 3. Aufl., **2**, 200. — HERING, E.: L. S. § 16, 46 (1873/74). Pflügers Arch. **43**, 331 (1888) — G.-Z., S. 67. — KRIES, J. v.: Graefes Arch. **23** (2), 32 (1877) — Festschr. Univ. Freiburg **1902**, 145. — MARTIUS, G.: Beitr. Psychol. u. Philos. **1**, 17, 95 (Leipzig 1896). — WIRTH, W. (bereits unter nachdrücklicher Betonung der nur angenäherten Gültigkeit, speziell entsprechend der HERINGSchen Abweichung): Wundts Philos. Stud. **16**, 465 (1900); **17**, 311 (1901); **18**, 563 (1903) — Arch. f. Psychol. **46**, 125 (1908).

³ WIRTH, W.: Zitiert Anm. 2, 1908, spez. S. 156. — Siehe auch C. BÜHLER: Inaug.-Dissert. Freiburg 1903. — DITTLER, R. u. L. ORBELI (mit dem Befunde einer sehr erheblichen HERINGSchen Abweichung und eines sehr erheblichen, etwa direkt proportionalen Einflusses der Fixationsdauer auf das Nachbildmaß, während J. v. KRIES einen etwa logarithmischen gefunden hatte): Pflügers Arch. **132**, 388 (1910).

DITTLER und ORBELI nach WIRTHS Auffassung¹), während der Zeitpunkt der Prüfung nach Beginn der Nachreaktion nicht von wesentlicher Bedeutung ist (WIRTH).

Anhangsweise wäre hier noch die Beziehung zwischen Schwellenreizwert und Flächengröße zu behandeln, speziell in Form des von FECHNER und FÖRSTER vorgeahnten, von RICCÒ scharf formulierten Satzes, daß das Produkt beider konstant sei. Doch hat sich diese gegensinnige Beziehung als nur innerhalb der Fovea angenähert gültig erwiesen, während außerhalb derselben der Einfluß der Flächengröße weit geringer ist, so daß im indirekten Sehen des dunkeladaptierten Auges für Objekte von $1-10^\circ$ das Produkt von Lichtintensität und linearer Winkelgröße angenähert konstant ist (PIPER), sonst aber im wesentlichen nur die Lichtstärke über die Sichtbarkeit entscheidet. Bezüglich alles Näheren sei auf die bereits oben S. 323 gegebene Darstellung verwiesen.

Demgemäß kann man die Sichtbarkeit eines Objektes, d. i. die Merklichkeit eines Lichteindrucks, als abhängig bezeichnen einerseits von physikalischen Faktoren 1. der absoluten Lichtstärke, 2. dem Lichtstärkenunterschiede von Objekt und Hintergrund, 3. dem Gesichtswinkel, andererseits von physiologischen Faktoren, speziell 4. vom Adaptationszustande und 5. vom Simultankontrast, aber auch 6. von der Netzhautregion. Auf die Unterschiedsschwellen bei sukzessiven Vergleichsreizen hat die Zwischenzeit einen charakteristischen Einfluß², indem bei objektiv gleicher Reizstärke der zweite Reiz um so eher als subjektiv stärker bezeichnet wird, je später er — nach einem als „Schwellenzeit“ bezeichneten, mit der Reizstärke abnehmenden Intervall — einfällt. Dieses Verhalten geht anscheinend der Geschwindigkeit des Absinkens des ersten Reizeffektes parallel. (Vgl. auch die späteren Ausführungen über Irradiation unten S. 499.)

D. Lichtermischung.

1. Physikalische und Physiologische Summierung: Lichtermischung und Valenzensummierung.

Die bloße Empfindungsanalyse unserer farbigen Lichteindrücke hat uns zur Erkenntnis geführt, daß eine Farbe gegenüber ihren beiden Nachbarfarben alternativ verschieden, d. h. verträglich ist, gegenüber der vierten Farbe jedoch kontradiktorisch verschieden, d. h. unverträglich ist. Des weiteren bestärkt uns die Erfahrung, daß gewisse natürliche Lichter trotz Verschiedenheit ihrer physikalischen Natur — ob homogen oder komplex — im Farbenton übereinstimmen können, zweifellos in der Erwartung einer *algebraischen*, d. h. teils additiven, teils subtraktiven Summierung der farbigen „Anteile“ bei Lichtermischung. Dieser Erwartung entsprechen nun auch all die experimentellen Untersuchungen³ über das Zusammenwirken verschiedener Lichter, sei dieses künstlich durch wahre Koinzidenz (Diffusion, Spiegelung [LAMBERT, HELMHOLTZ], Projektion farbiger Bilder übereinander [LAMBERT], Deckung von objektiven Doppelbildern auf Grund von Doppelbrechung [ROSE, HERING], partielle Deckung von Spektren nach NEWTON, HELMHOLTZ, HERING, ASHER) oder durch einen damit effektgleichen Wechsel (sog. Kreiselermischung nach MUSCHENBROCK, PLATEAU, MAX-

¹ WIRTH, W.: Zitiert auf S. 394 Anm. 2, 1908, spez. S. 175ff.

² FODOR, K. u. L. HAPFISCH: Pflügers Arch. **201**, 360 (1923). — Vgl. die Beeinflussung der Sukzessivunterschiedsempfindlichkeit durch Einschaltung einer Dunkelpause nach L. FULLERTON u. CATTELL: Publ. Univ. Pennsylvania, Philos. Ser., **1892**, 134.

³ Bezüglich der wesentlichen Übereinstimmung der Ergebnisse von Spektrallichtermischung (von NEWTON und HELMHOLTZ begründet) und von Kreiselermischung vgl. speziell H. AUBERT: S. 167 (1865); S. 524 (1876).

WELL) bewerkstelligt. Als allgemeines Hauptergebnis sei gleich der Satz vorweggenommen: *Die physikalische Addition von Lichtern führt zu einer physiologischen Addition bestimmter Reizwirkungen, Valenzen oder Erregungskomponenten und zu einer physiologischen Subtraktion oder Kompensation gewisser anderer solcher.* Weiße und gleichfarbige Valenzen addieren sich und verschmelzen, disparatfarbige Valenzen addieren sich, gegenfarbige Valenzen hingegen subtrahieren sich voneinander. Hieraus resultiert alsbald die wichtige Folgerung, daß einer physikalischen Addition von Lichtern nicht allgemein und notwendig auch eine physiologische Addition von Valenzen oder Erregungskomponenten entsprechen muß, solches vielmehr nur bezüglich Gleich- und Disparatfarbigkeit gilt, während bezüglich Gegenfarbigkeit physikalische Addition zu einer physiologischen Subtraktion oder Kompensation, zur Wirksamkeit von Restvalenzen führt. Es darf somit aus der Zusammensetzung des Lichtreizes nicht einfach auf eine analoge Zusammensetzung oder Beschaffenheit des Reizeffektes geschlossen werden. Es ist um so wichtiger, dies gleich von vornherein mit allem Nachdruck zu betonen, als in der Geschichte der Theorien des Farbensinnes ein solcher Trugschluß eine große, ja maßgebende Rolle gespielt hat. Gewiß pflegt der Physiker rein additive mathematische Formeln für die Lichtermischung aufzustellen und ist dazu auf seinem Gebiete ohne weiteres berechtigt — ja eine solche Formulierung wird sich öfters als praktisch und denkökonomisch erweisen. Nur ist ein glatter Übergang mittels Analogieschlusses aus dem Gebiete der Optik auf das Gebiet der Physiologie der optischen Reizeffekte unberechtigt und nachteilig — ebenso wie es das umgekehrte Verfahren wäre. Physikalische Formeln müssen eben physikalisch gelesen werden und können erst ins Physiologische übersetzt werden, was oft nur unter gewissen Voraussetzungen und Vorbehalten möglich ist — wozu vor allem die Fiktion von „Normalität“ und Konstanz des Beobachters d. h. des Zustandes seines Sehorganes gehört! An sich sagen die physikalischen Lichtermischungsformeln nur etwas aus über die Lichtreize, über die physikalischen Mittel zur Hervorrufung physiologisch mitbestimmter Effekte oder Farbenempfindungen, nicht aber etwas über deren Beschaffenheit selbst: solche Formeln bedeuten nur eine photogene Charakterisierung der farbigen Eindrücke, legen diese aber nicht allein und notwendig schon fest, noch führen sie zu einer Analyse dieser selbst.

2. Allgemeine Gesetze der Lichtermischung, speziell Intensitätssatz.

Systematische Beobachtungen über Mischung von homogenen wie komplexen Lichtern nach den verschiedenen Methoden haben übereinstimmend zu folgenden Erfahrungssätzen geführt (zuerst theoretisch von GRASSMANN¹ formuliert):

1. Gleich aussehende Lichter geben gleich aussehende Mischungen.
2. Ungleich aussehende Lichter geben ungleich aussehende Mischungen, d. h. Veränderung einer Komponente verändert auch die Mischung.
3. Mischung zweier Lichter, welche demselben oder einem benachbarten Quadranten des Farbenkreises angehören, ergibt die dem kleineren Sektor entsprechenden Zwischenfarbentöne, allerdings unter geringerer Sättigung der Mischung, wenn über einen Quadranten hinaus abstehende Komponenten gewählt werden. Aus Rot und Blau oder Violett resultieren die im Spektrum fehlenden Purpurtöne.

¹ GRASSMANN, H.: Pogg. Ann. **89**, 69 (1853). — ABNEY, W. DE W.: Colour measurement and Mixture. London 1891. — GREENWOOD: Physiology of the special senses, p. 133. London 1910. — HILLEBRAND, F.: Sitzgsber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck **36**, 10 (1917).

4. Mischung bestimmter Lichter, welche im Farbenkreis einander gegenüber liegen, ergibt bei einem bestimmten Verhältnis Farblosigkeit; bei etwas davon verschiedener Abstandslage verbleibt ein unsatter Rest der im Farbenkreise enger umfaßten Urfarbe.

5. Jede ganz beliebige Lichtmischung gibt eine vollkommene Gleichung mit einem bestimmten Spektrallichte — oder einem Ton der Purpurreihe — unter Zusatz von farblosem Licht (Gesetz von GRASSMANN); jedoch übertrifft keine Mischung an Sättigung den Eindruck eines urfarbigen Spektrallichtes.

6. Aus vier beliebigen, den vier Quadranten des Farbenkreises zugehörigen Lichtern läßt sich mindestens *eine* Gleichung herstellen¹, wenn auch evtl. nur eine unvollkommene mit Sättigungsdifferenz.

7. *Bedeutung von Lichtstärke und Adaptationszustand für optische Gleichungen.* Aus dem erstangeführten Satze ergibt sich die Folgerung, daß auch auf dem Gebiete der Lichtermischung Gleiches zu Gleichem addiert oder von Gleichem subtrahiert wieder Gleiches ergibt; Addition einer optischen Gleichung zu einer bestehenden solchen oder Subtraktion einer Gleichung von einer bestehenden solchen, ebenso Zummischung desselben homogenen oder gemischten Lichtes zu den beiden Hälften einer Gleichung läßt die Gleichheit fortbestehen, gleichgültig, wie die dazu verwendeten Lichter an Wellenlänge und Zusammensetzung beschaffen sind. Demgemäß läßt auch Addition oder Subtraktion gleich aussehender Intensitätsstufen vergleichener Lichter eine optische Gleichung fortbestehen. Diese als „Intensitätssatz“ bezeichnete Beziehung besagt, daß optische Gleichungen, gleichgültig, welche physikalische Zusammensetzung ihnen zukommt, gleichgültig, ob sie durch Kombination von Papierscheiben auf einem Kreisel oder an einer Vorrichtung mit farbigen Glaslichtern oder an einem Spektrallichtermischapparate in den beiden Hälften eines Kreisfeldes oder in einer Infeld-Umfeldanordnung dargeboten werden, unabhängig sind von der *Lichtstärke* an sich² — Konstanz des Zustandes des Auges vorausgesetzt. Bei farblosen Gleichungen gewinnen oder verlieren beide Hälften in gleichem Maße an farbloser Helligkeit; bei urfarbigen Gleichungen behalten beide Hälften ihren Farbenton und ändern nur — und zwar gleichmäßig — ihre Sättigung und Nuance bzw. Gesamthelligkeit. Bei mischfarbigen Gleichungen erfolgt zwar zudem eine Änderung des Farbentones, aber wieder in beiden Hälften gleichmäßig. Die empirische Erhärtung des Intensitätssatzes ist allerdings auf ein Intervall beschränkt, innerhalb dessen der Zustand des beobachtenden Auges nicht rapid verändert wird. Es hat sich nämlich — wie bereits oben (S. 340, 384) bei Erörterung der „adaptativen Abhängigkeit der Weißvalenzen“ erwähnt — eine zweifelhafte Abhängigkeit optischer Gleichungen (gleichgültig, ob farblos oder farbig) vom Zustand oder von der Hell-Dunkeladaptationslage des Auges ergeben, vorausgesetzt, daß beide Hälften physikalisch hinlänglich verschieden sind (TSCHERMAK, bestätigt von v. KRIES³). So wird in einer farblosen Gleichung

¹ Nach E. HERING: *Lotos* 7, 1 (1887), spez. S. 84, ist darin ein Beweis gelegen, daß alle Lichter demselben Gemischsystem angehören und daß dieses System ein ebenes ist, in welchem die einzelnen Lichter Punkten entsprechen, wobei auf jede Gleichung die Schwerpunktskonstruktion anwendbar ist.

² Vgl. dazu bereits H. AUBERT: S. 177 (1865), ferner speziell E. HERING: *Lotos* 7, 1 (1887).

³ TSCHERMAK, A.: *Pflügers Arch.* 70, 297 (1897). — Schon vorher hatten für farblose Gleichungen CHR. LADD-FRANKLIN [*Nature* 48, 517 (1893) — *Mind*, N. s. 2, 473 (1893)], A. KÖNIG [Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 1896, 871], H. EBBINGHAUS [*Z. Psychol. u. Physiol.* 13, 464 (1897)] eine Abhängigkeit von der „Lichtstärke“ ohne Sonderung vom Adaptationszustande — angegeben. Der Befund der adaptativen Abhängig-

spektralrot + blaugrün = gelb + blau ($a L_{617} + b L_{486} = c L_{583} + d L_{480}$) oder unzerlegtes Tages- oder Lampenlicht, ebenso in der Gleichung gelb + blau = gelbgrün + violett ($a' L_{583} + b' L_{480} = c' L_{566} + d' L_{433}$) beim Übergang von Hell- zur Dunkeladaptation die erste Hälfte deutlich heller, und zwar auch dann, wenn eine und dieselbe für beide Zustandslagen geeignete Lichtstärke — wenigstens zur Kontrolle — gewählt wird. Der oben angeführte Fundamentalsatz des Gleichbleibens bei Addition¹ oder Subtraktion (Satz von der Konstanz der optischen Valenzen) gilt sonach nur für jede einzelne Zustandslage, also mit physiologischer Beschränkung durch die Hell-Dunkeladaptation — aber auch nur für eine und dieselbe Netzhautstelle (TSCHERMAK). Der physikalische Faktor der Lichtstärke und der physiologische Faktor der Adaptation müssen sonach, was die Frage der Konstanz oder Inkonstanz optischer Gleichungen anbelangt, ebenso prinzipiell getrennt werden wie bei der Untersuchung des PURKINJESCHEN Phänomens² (vgl. oben S. 378). — Im Gegensatz zur Hell-Dunkeladaptation haben farbige Verstimmung, ebenso Nachbilder, welche absichtlich über beiden Gleichungshälften „entworfen“ werden, keinen alterierenden Einfluß. Über die Beziehung unvollkommener, speziell heterochromatischer Helligkeitsgleichungen zur Lichtstärke und zum Adaptationszustand wurde bereits oben gehandelt (S. 373). (Bei Benutzung einer Netzhautpartie ohne nennenswertes Gefälle, also auf kleinem Felde ergab sich in den Versuchen TSCHERMAKS³ innerhalb des benutzten Intensitätsbereiches [zwischen 1 und 180] Unabhängigkeit von der Lichtstärke sowohl bei zentralem oder parazentralem Farbsehen als auch bei Farblossehen im stark indirekten Sehen — wiederum Konstanz an Hell-Dunkeladaptation vorausgesetzt).

Im Anschlusse an die Erörterung der Bedeutung, welche der Lichtstärke und dem Zustande des Auges für optische Gleichungen zukommt, sei der *Ein*-keit farbloser Gleichungen wurde von J. v. KRIES [Klin. Mbl. Augenheilk. **70**, 577 (1923)] für das parazentrale Sehen bestätigt, während dieser Beobachter zentral volle Konstanz angab [Zentralfeld von $0,5^\circ$, Ringfeld mit 2° Durchmesser — Z. Psychol. u. Physiol. **23**, 161 (1900)]. — Analoge Angaben für unvollkommene farbige Gleichungen des Farben-tüchtigen s. bei E. ALBERT (Gelb- oder Blaugleichung zwischen Homogenlicht und Binär-gemisch): Wied. Ann. **16**, 129 (1882). — KÖNIG, A.: Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik. math. Kl. **18**, 311 (1887). — TONN, E.: Z. Psychol. u. Physiol. **7**, 279 (1894). — KRIES, J. v. (Alteration der Rayleigh-Gleichung beim Übergang vom Tages- zum Dämmerungssehen bis zum Verhältnis 1 : 6 — ausgenommen für das Netzhautzentrum): Ber. naturforsch. Ges. Freiburg **9**, 42 (1894) — Z. Psychol. u. Physiol. **9**, 81, spez. 92, 121 (1896) — Graefes Arch. **42** (3), 95, spez. 108 (1896) — (mit W. NAGEL) ebenda **23**, 161, spez. 177 (1900) — Klin. Mbl. Augenheilk. **70**, 577 (1923). — Betr. Abhängigkeit der Gleichung $L_{642} : L_{544}$ beim sog. Grünblinden bis zu einer Relation 1 : 126 vgl. J. v. KRIES u. A. NAGEL: Z. Psychol. u. Physiol. **12**, 1 (1896). — Über die Abhängigkeit von unter Lokaladaptation erreichten *Scheingleichungen* bei Änderung der Lichtstärke s. S. 332, 373, 462. — Andererseits hat bereits F. HILLEBRAND [Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. V **98**, 70, spez. 95 (1889)] farblose Gleichungen beim Dämmerungssehen als — innerhalb des farblosen Intervalls — von der Lichtstärke an sich unabhängig bezeichnet, was A. TSCHERMAK bestätigte [Pflügers Arch. **82**, 559, spez. 580 (1900)].

¹ HERING, E.: Lotos **7**, 1 (1887) — Pflügers Arch. **54**, 309 (1893). — Vgl. dazu den Standpunkt von J. v. KRIES: Klin. Mbl. Augenheilk. **70**, 577 (1923).

² Im Gegensatz zu A. KÖNIG, welcher die bei Intensitätsminderung und gleichzeitiger Dunkeladaptation gefundene Abhängigkeit bzw. Verschiedenheit der Gleichungen auf die Lichtstärke an sich bezog und demgemäß eine Verschiedenheit der Empfindlichkeitskurve je nach der Intensität der Lichter ableitete; vgl. auch L. L. SLOAN: Psychologie. Monogr. **38**, 1 (1928).

³ TSCHERMAK, A. (für Gleichungen zwischen Tageslicht und den einzelnen Spektralstrahlungen): Pflügers Arch. **82**, 559 (1900); siehe hingegen die Angaben von L. L. SLOAN: Psychologie. Monogr. **38**, 1 (1928) und das dazu S. 373 Bemerkte. — Vgl. auch den Befund von Gültigkeit des NEWTONSchen Lichtermischgesetzes für Pigmentlicher-Gleichungen in der relativ rotgrünblinden Netzhautregion [BIEDERMANN u. HERING: Lotos **6**, 1, spez. 43 (1885)].

fluß der Netzhautregion auf optische Gleichungen kurz behandelt. Diesbezüglich sei einerseits verwiesen auf das oben (S. 343 und 364) über den Einfluß des Maculapigments Ausgeführte, auf welchen — wenigstens in erster Linie — der Unterschied im Aussehen geeigneter Lichtgemische (aus einer lang- und einer kurzwelligen Komponente), und in der Zusammensetzung optischer Gleichungen zwischen Zentrum und extramacularer Region zu beziehen ist. Andererseits haben sich optische Gleichungen, speziell farblose, bei vorgeschrittener Dunkeladaptation im ganzen extramacularen Bezirke gültig erwiesen (HESS, v. KRIES, TSCHERMAK¹). Im Helladaptationszustande ließ sich hingegen bei Feldvergrößerung nach der Peripherie hin oder bei fortschreitend indirekter Betrachtung eine mäßige Alteration farbloser Gleichungen feststellen, welche in der gleichen Richtung gelegenen erscheint wie beim Übergang vom Tages- zum Dämmerungssehen; die Netzhautperipherie verhält sich demnach im Hellauge diesbezüglich so, als ob sie fortschreitend relativ dunkeladaptiert wäre (regionale Abhängigkeit der Weißvalenzen nach TSCHERMAK² — vgl. oben S. 383). Nochmals sei daran erinnert, daß die adaptative Abhängigkeit farbloser Gleichungen von der einen Seite (TSCHERMAK) auch zentral, wenn auch in geringerem Ausmaße, beobachtet, von der anderen Seite (v. KRIES, NAGEL) hingegen zentral vermißt wurde.

3. Frage der Additivität verschiedenfarbiger Helligkeiten.

Die Frage, ob sich verschiedenfarbige Helligkeiten bei Mischung ebenso glatt addieren, wie dies für farblose Helligkeiten gilt, gleichgültig, von welcher physikalischen Zusammensetzung die verwendeten Lichter sind und ob die Mischung selbst farbig oder farblos erscheint, muß m. E. vorläufig offengelassen werden, wobei natürlich Konstanz des Adaptationszustandes vorausgesetzt sei. Auf der einen Seite wird auch bei heterochromatischer Photometrie reinliche Additivität vertreten, d. h. der Standpunkt, daß die Helligkeit eines farbigen oder farblosen Gemisches immer gleich sei der Helligkeit seiner farbigen Komponenten, in jenem Intensitätsverhältnisse gerechnet, in welchem sie am Gemisch beteiligt sind (E. v. BRÜCKE, ABNEY, KÖNIG, KRETZMANN, F. EXNER³ — letzterer unter Verwendung besonderer Methoden der Helligkeitsgleichsetzung bei bloßem Sättigungsunterschied oder bei nur geringer Farbentondifferenz [vgl. oben S. 371 und 372], allerdings an komplexen Pigmentlichtern geprüft —, ebenso SCHRÖDINGER, IVES, SCHAEFER⁴). Andere Beobachter hingegen geben die Helligkeit speziell farblos-kompensativer Mischungen als nicht einfach identisch an mit der Summe der Helligkeiten der einzelnen Komponenten, und zwar speziell auf Grund heterochromatischer Photometrie und Mischung homogener Lichter (KÜHNE; HERING — mit dem Befund, daß die Halbintensitätsstufe einer Mischung

¹ HESS, C.: Graefes Arch. **35** (4), 1 (1889). — KRIES, J. v.: Z. Psychol. u. Physiol. **15**, 247, spez. 258ff. (1897). — TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. **82**, 559 (1900).

² TSCHERMAK, A.: Zitiert Anm. 1, 1900, spez. S. 570, während J. v. KRIES parazentrale Gleichungen als für sämtliche periphere Partien gültig bezeichnet (zitiert auf Anm. 1, 1897, spez. S. 263).

³ BRÜCKE, E. v.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **84**, 435 (1881). — ABNEY, W. DE W. (mit E. R. FESTING): Philosophic. Trans. **177**, 423 (1887); **183**, 531 (1892); **193**, 259 (1899); **205**, 333 (1906) — Colour measurement and mixture. London 1891. — KÖNIG, A.: Ges. Abh. S. 182 (1893), sowie E. BRODHUN: Inaug.-Dissert. Berlin 1887. — EBBINGHAUS, H.: Z. Psychol. u. Physiol. **5**, 176 (1893). — KRETZMANN, F.: Beitr. Psychol. u. Physiol. (von G. MARTIUS) **1** (1), 120. Leipzig 1896. — EXNER, F.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa **127**, 1829 spez. 1853 (1918); **128**, 71, spez. 83 (1919); **129**, 27, spez. 30, 35 (1920). — Vgl. auch F. HILLEBRAND: Z. Psychol. u. Physiol. **51**, 46 (1920).

⁴ SCHRÖDINGER, E.: Ann. Physik (4) **62**, 603 (1920). — IVES, H. G.: J. Frankl. Inst. **195**, 23 (1923). — SCHAEFER, C. C.: Physik. Z. **26**, 58, 908 (1925).

von rotem und grünem Glaslicht dunkler erscheint als jede einzelne der beiden Komponenten; BRÜCKNER¹ — an Pigmentpapieren, unter Betonung des Helligkeitszuwachses bei farbloser Mischung von Gelb und Blau für den Farbentüchtigen wie für den sog. Deutanopen; HIECKE² mit dem Befunde von Zurückstehen der Helligkeit einer Gelbmischung aus rotem und grünem Filterlicht gegenüber der Summe der Einzelhelligkeiten der beiden Komponenten). Bei normalen Farbentüchtigen wurde nach der einen Gruppe von Methoden heterochromatischer Photometrie, speziell für die Flimmerwerte, reine Additivität gefunden, nicht aber nach der zweiten Gruppe, speziell nach der Methode des direkten Vergleiches bzw. der Eindrucks-helligkeit; bei dieser ergaben sich für höhere Stufen Abweichungen, und zwar im Sinne eines Helligkeitsüberschusses der farbigen wie farblosen Mischung (KOHLRAUSCH)³. Bei der ersten Gruppe von Methoden ist, wie erwähnt (S. 372), wesentlich der farblose Empfindungsanteil bzw. die Weißvalenz der Lichter entscheidend, bei der anderen kommt daneben ein spezifischer Einfluß der Farbe selbst auf die Gesamthelligkeit in Frage.

4. Produktion von Urrot und Purpur.

Während sämtliche Farbentöne vom schwach gelblichen Rot bis zum Violett sowohl durch homogene Lichter als auch durch komplexe Strahlungen bzw. durch Mischung von zwei oder mehr Spektrallichtern produziert werden können, lassen sich Urrot und die Purpurtöne (bei neutralgestimmtem Auge) überhaupt nicht durch homogene Strahlungen hervorbringen, sondern erfordern unbedingt eine Lichtermischung (zuerst von NEWTON⁴ erkannt). So gelingt die Ausfüllung der Lücke, welche die spektrale Farbenfolge zum Unterschiede vom Farbenkreise aufweist, erst durch Kombinierung irgendeines Gelbrots und irgendeines Violett oder Blau (bis in das Grünblau hinein); allerdings erscheint die Gleichung um so unsatter, je näher die beiden Lichter im Spektrum zueinander liegen. Man hat eigentlich hierbei nicht den Eindruck des Entstehens von etwas Neuem, sondern nur den eines Verdeckens oder Auslöschens der Gelblichkeit durch Blau, das im Überschuß das Rot in Purpur umschlagen läßt; schon der unmittelbare Eindruck ist viel mehr der einer Subtraktion als der einer Addition. Daß ferner innerhalb der sog. Endstrecken des Spektrums nicht bloß zwischen einzelnen Lichtern, sondern auch zwischen je einem Einzellicht und einem Gemisch von zwei anderen, welche natürlich an Wellenlänge nur wenig abweichen können, optische Gleichungen möglich sind, bedarf kaum der Erwähnung (vgl. oben S. 337).

5. Farbige Binär-Homogen-Gleichungen.

Kombinationen benachbarter, im gleichen Spektrumsabschnitt oder in Nebenquadranten des Farbenkreises gelegener Strahlungen in geeigneter Stärke ergibt alle Farbentöne, welche den einzelnen, dazwischen gelegenen homogenen Lichtern zukommen. Die so erhaltenen optischen Gleichungen von Binärgemisch = Homogenstrahlung sind bei Zugehörigkeit beider Mischungskomponenten zum

¹ HELMHOLTZ, H. (Physiol. Optik, 2. Aufl., S. 440), glaubte auf Grund von A. KÖNIGS Untersuchung über das PURKINJESCHE Phänomen den Satz: „gleich helle Lichter addiert geben gleich helle Mischungen“ bestreiten zu müssen. — KÜHNE, W. (mit EWALD): Unters. physiol. Inst. Heidelberg **1**, 153, 208 (1878). — HERING, E.: Lotos, N. F. **2**, 31 (1882); **6**, 57 (1885). — DONDERS, F. C.: Graefes Arch. **30** (1), 15 (1884). — BRÜCKNER, A. (Helligkeitsbestimmung an Pigmentpapieren mit der HERINGSCHEN Methode direkten Vergleiches von reiner Farbe und von Farbring mit kleinem Graustück): Pflügers Arch. **98**, 90 (1903).

² HIECKE, R.: Z. Sinnesphysiol. **59**, 67 (1928).

³ KOHLRAUSCH, A.: Ber. Physiol. **3**, 589 (1920) — Tab. Biol. **1**, 316 (1925).

⁴ NEWTON, J.: Optice. Prop. IV, Theor. III, p. 110. London 1706.

gleichen Spektrumsabschnitt vollkommen, d. h. es besteht zwischen beiden Seiten nicht bloß Übereinstimmung im Farbenton und in der Helligkeit, sondern auch in der Sättigung und in der Nuance. Als Beispiele seien angeführt (nach GOLDMANN¹):

die Rotgelbgleichung $a_1 L_{680} + b_1 L_{576} = c_1 L_{650}$ bis L_{580} ,

die Grünblaugleichung $a_2 L_{525} + b_2 L_{473} = c_2 L_{515}$ bis L_{485} ,

die Violettgleichung $a_3 L_{470} + b_3 L_{435} = c_3 L_{460}$ bis L_{440} .

Sobald jedoch die beiden kombinierten Lichter zu weit voneinander abstehend gewählt wurden, d. h. sobald sie einen der drei jeweiligen Kardinalpunkte zwischen sich einschließen, also nicht demselben Quadranten oder Spektrumsabschnitt, sondern benachbarten Bezirken angehören und das verglichene Homogenlicht nicht zu nahe der einen Mischungskomponente liegt, erweisen sich die Binär-Homogen Gleichungen nicht mehr als vollkommen², d. h. sie beschränken sich auf Farbenton (und Helligkeit), ohne gleichzeitig Übereinstimmung in der Sättigung zu zeigen, soweit der Beobachter über eine gut veranlagte und geübte Unterschiedsempfindlichkeit für Sättigungsstufen verfügt (das Ausmaß derselben zeigt individuelle, vielleicht typische Differenzen!). Solche bloße „*Tongleichungen*“ von unvollständigem Geltungsgrade dürfen an Dignität und mathematischer Verwertbarkeit durchaus nicht, wie dies mehrfach geschehen ist, wie vollkommene Gleichungen behandelt werden. Sie können erst dadurch zu Gleichungen vollkommenen Geltungsgrades gemacht werden, daß man der einen Gleichungshälfte — nämlich dem bisher dauernd zu satt bleibenden Homogenlichte — ein unzerlegtes weißes Licht, also Tageslicht oder geeignetes farbloses Lampenlicht in bestimmtem Ausmaße beimischt.

Für gewisse Binärgemische, deren Komponenten relativ weit voneinander abstehen, z. B. $L_{612} + L_{501}$, $L_{579} + L_{485}$ ist der Sättigungsunterschied bzw. der erforderliche Weißzusatz beim Vergleich mit mittleren Homogenlichtern sehr groß. Als Beispiele seien angeführt (nach GOLDMANN) die Gelbgleichungen:

I. $a L_{690} + b L_{567} = c_1 L_{579} (+ 13 \text{ Weiß}) = c_2 L_{574} (+ 30 \text{ Weiß}) = c_3 L_{569} (+ 0 \text{ Weiß})$,

II. $a L_{643} + b L_{541} = c_1 L_{589} (+ 0 W) = c_2 L_{579} (+ 8 W) = c_3 L_{569} (+ 22 W)$
 $= c_4 L_{559} (+ 0 W)$,

III. $a L_{612} + b L_{501} = c_1 L_{589} (+ 640 W) = c_2 L_{579} (+ 865 W) = c_3 L_{574} (+ 3380 W)$
 $= c_4 L_{569} (+ 3470 W)$,

sodann die Grüngleichung:

IV. $a L_{574} + b L_{500} = c_1 L_{560} (+ 50 W) = c_2 L_{540} (+ 100 W) = c_3 L_{530} (+ 130 W)$
 $= c_4 L_{518} (+ 80 W)$,

endlich die Blaugleichung:

V. $a L_{490} = b L_{443} = c_1 L_{480} (+ 28 W) = c_2 L_{471} (+ 49 W) = c_3 L_{460} (+ 34 W)$
 $= c_4 L_{450} (+ 18 W)$.

Dabei lagen die Kardinalpunkte infolge von Gelbrotverstimmung des durch Tageslicht helladaptierten Auges durchschnittlich bei 570,8 und 530,2 sowie 471,7.

Bei Umschließung eines Kardinalpunktes ergibt sich die Forderung einer Weißbeimengung, welche gerade für den Kardinalpunkt ein Maximum ausmacht:

¹ GOLDMANN, H. (unter A. TSCHERMAK): Pflügers Arch. **194**, 490 (1922). — Vgl. auch E. HERING: G.-Z. S. 284ff. — E. HAAS: C. r. Acad. Sci. **178**, 418 (1924).

² So ist für $L_{680} + L_{576}$ noch eine vollkommene Gleichung mit L_{580} möglich, nicht aber für die das urgelbe Licht $L_{570,8}$ umfassende Mischung $L_{690} + L_{567}$ oder gar $L_{670} + L_{549} = L_{589}$ [von J. v. KRIES u. W. A. NAGEL (Z. Psychol. u. Physiol. **23**, 163, spez. 182 (1900) als „tadellose Gleichung“ bezeichnet] — ebenso eine vollkommene Gleichung für $L_{525} + L_{473}$ mit L_{510} , durchaus aber nicht für die das urgrüne Licht $L_{530,2}$ umfassende Mischung $L_{550} + L_{480}$ — ebenso eine vollkommene Gleichung für $L_{470} + L_{435}$ mit L_{460} , nicht aber für die das urblaue Licht $L_{471,7}$ umfassende Gleichung $L_{480} + L_{440}$.

die Maxima an Sättigungsdifferenz und die gerade urfarbigen Stellen stimmen — für denselben Zustand des Auges an chromatischer Stimmung — überein (GOLDMANN).

Nach dem Gesagten ist die These unrichtig, daß durch bloße Änderung des Komponentenverhältnisses ein binäres Gemisch von äußerstem Rot (etwa L_{690} oder $L_{670,8}$) und Gelbgrün (L_{517} oder wenigstens L_{540} , oder selbst $L_{670,8} + L_{552}$), welche das Urgelb mit etwa $570 \mu\mu$ umschließen, mit jedweden Zwischenlicht eine vollkommene Gleichung ohne Sättigungsdifferenz gäbe (MAXWELL, J. J. MÜLLER, v. KRIES¹); es erscheint daher unzulässig, an diese Voraussetzung eine Schwerpunktskonstruktion zu knüpfen bzw. die Zwischenlichter als auf einer geraden Linie mit den Mischungslichtern liegend zu betrachten, vielmehr ergibt sich entsprechend dem Urgelb L_{570} zweifellos eine Ecke im Linienzug (vgl. S. 415). Dementsprechend ist auch eine sog. Eichung des Spektrums² durch Feststellung des den einzelnen Spektrallichtern äquivalenten Mischungsverhältnisses von drei willkürlich gewählten Eichlichtern großen Abstandes (d. h. einen oder gar zwei Kardinalpunkte umfassend), also die Herstellung von Gleichungen wie $L_{700} \text{ bis } 400 = m L_{670,8} + n L_{535} + o L_{440}$, wobei die Relation $m : n : o$ die Charakteristik für den Farbenton jedes Spektrumortes abgibt und daraufhin drei Eichwertkurven erhalten werden, exakt nur durchführbar unter abgestufter Beimengung von unzerlegtem weißem Licht (vgl. S. 417). Bei einer solchen Vervollkommnung der ursprünglichen „Gleichungen“ erweist sich oft auch eine Änderung des Eichverhältnisses als notwendig, indem der Farbenton fehlerhaft eingestellt wurde, solange noch eine Sättigungsdifferenz zwischen beiden Hälften bestand. Ohne eine solche Vervollkommnung bleibt der Versuch einer Eichung recht problematisch. Eine fundamentale Bedeutung — etwa im Sinne einer Ermittlung von „Elementar-empfindungskurven“ (KÖNIG) — ist einer solchen überhaupt nicht zuzuerkennen. — Analoges gilt von einer Eichung des Spektrums für Partialfarbenblinde³ durch Herstellung einer mehr weniger sättigungsdifferenten Tongleichung zwischen einem Binärgemisch aus endständigen Spektrallichtern und je einer homogenen Zwischenstrahlung, beispielsweise $L_{670,9} + L_{460,8} = L_{670,9} \text{ bis } 460,8$. An empirischer Brauchbarkeit gewinnt eine solche Ermittlung der Kurven der Rot- (W -) und der Blau- (K -) Werte erst bei Vervollkommnung der Gleichung durch abgestufte

¹ MAXWELL, CL. (mit einer solchen Angabe für „fundamentales“ Rot und Grün = spektrales Orange bis Gelb): *Philosophic. Trans. roy. Soc.* **150**, 57 (1860). — MÜLLER, J. J. (mit Beschränkung auf Gleichungen zwischen einem beliebigen Binärgemisch vom äußersten Spektralrot bis L_{517} sowie zwischen äußerstem Violett und L_{486} einerseits, einem beliebigen Zwischenlicht andererseits — im Gegensatz zur Sättigungsungleichheit bei Lage einer Komponente zwischen L_{517} und L_{486} , ebenso wie aus Spektralrot und „Blau“ nicht die Sättigung des spektralen „Indigo“ zu erhalten sei): *Graefes Arch.* **15** (2), 208 (1869). — KRIES, J. v. (mit Beschränkung auf Gleichungen zwischen einem beliebigen Binärgemisch von Spektralrot bis L_{552} oder L_{540} einerseits, einem beliebigen Zwischenlicht andererseits): *Z. Psychol. u. Physiol.* **13**, 281 (1897) — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 115, 123 (1905). Hingegen gibt derselbe den bloßen Toncharakter von Blaugrüngleichungen wie $L_{510} + L_{460} = L_{490}$ ausdrücklich zu. Man vergleiche demgegenüber die oben angeführten Messungsreihen von H. GOLDMANN (zitiert auf S. 401, Anm. 1, S. 510), welche bereits ein Binärgemisch aus L_{690} und L_{567} als minder satt erwiesen wie L_{579} , noch mehr L_{571} . Vgl. auch H. HARTRIDGE [*J. of Physiol.* **45**, XXIX (1913)] über die Notwendigkeit, in Gleichungen von $L_{740} \text{ bis } 690 + L_{550} \text{ bis } 510$ der homogenen Hälfte etwas weißes Licht hinzuzufügen. — HERING, E. (G.-Z. S. 287 ff.), betont den bloßen Toncharakter solcher Binär-Homogengleichungen, deren Binärkomponenten verschiedenen Spektralbezirken angehören, beispielsweise $L_{671} + L_{535} = L_{589}$, gegenüber der Vollständigkeit von Gleichungen innerhalb desselben Spektralbezirkes, beispielsweise $L_{671} + L_{600} = L_{671} \text{ bis } 600$ — speziell für das dunkeladaptierte Auge.

² KÖNIG, A. u. C. DIETERICI: *Z. Psychol. u. Physiol.* **4**, 241 (1892); vgl. dazu J. v. KRIES: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 119 (1905).

³ KÖNIG, A. u. C. DIETERICI (Anm. 2). — KRIES, J. v.: *Z. Psychol. u. Physiol.* **13**, 251 (1897) — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 152 ff. (1905).

Beimischung von Weiß (evtl. des dem farblos erscheinenden Neutralpunkt entsprechenden Spektrallichtes) zur homogenen Hälfte und durch Benutzung von zwei Eichlichtern von maximaler Sättigung (vgl. das unten S. 418 Bemerkte).

Ähnlich wie ein Binärgemisch aus Komponenten, welche nicht demselben Spektrumabschnitt, sondern benachbarten Bezirken angehören, also einen oder gar zwei Kardinalpunkte zwischen sich fassen, relativ unsatt zu nennen ist, erscheint auch Farbentüchtigen das durch Mischung zweier Lichter aus den beiden Endstrecken des Spektrums produzierte Urrot oder Purpur an und für sich schon in gewissem Ausmaße „verhüllt“¹, wenn auch tongleiche Homogenlichter zum Vergleiche fehlen; es gilt dies um so mehr, je näher die beiden Komponenten im sichtbaren Spektrum zueinander gelegen sind, d. h. eigentlich je weiter sie von der Urrotlücke des spektralen Farbentonkreises abstehen. Analogerweise erscheint ein binäres Violett aus Spektralrot und Urblau minder satt als ein homogenes Violett. — Bei Umschließung von zwei Kardinalpunkten, also bei Mischung von zwei Lichtern, welche dem übernächsten Spektrumbezirke angehören, ergeben sich zwei Maxima an Sättigungsdifferenz, und zwar wieder entsprechend den jeweiligen Kardinalpunkten, beispielsweise in den Gleichungen (GOLDMANN):

$$\text{I. } a L_{589} + b L_{501} = c_1 L_{680} (+ 23 W) = c_2 L_{570} (+ 62 W) = c_3 L_{560} (+ 54 W) \\ = c_4 L_{540} (+ 30 W) = c_5 L_{530} (+ 54 W) = c_6 L_{520} (+ 24 W),$$

$$\text{II. } a L_{542} + b L_{456} = c_1 L_{530} (+ 768 W) = c_2 L_{520} (+ 876 W) = c_3 L_{510} (+ 500 W) \\ = c_4 L_{490} (+ 177 W) = c_5 L_{480} (+ 118 W) = c_6 L_{470} (+ 140 W) \\ = c_7 L_{463} (+ 88 W).$$

Aus dem geschilderten Verhalten ergibt sich die Folgerung, daß das für die Sättigung entscheidende Verhältnis von freier (d. h. zur sinnfälliger Wirksamkeit gelangender, nicht kompensierter) farbiger Valenz und Weißvalenz für das Homogenlicht größer ist als für das Binärgemisch z. B. in einer Gelbgleichung

$$\frac{V_{GeL_1}}{V_{WL_1}} > \frac{V_{GeL_2} + V_{GeL_3}}{V_{WL_2} + V_{WL_3}}.$$

Diesbezüglich sind also die Eindrücke der Spektrallichter nicht auf einem Kreise bzw. mit gleichem Abstände von dem als Weiß bezeichneten Zentrum angeordnet zu denken (vgl. Abb. 122, S. 312), sondern auf einem unstetigen Linienzuge, welcher entsprechend den jeweiligen urfarbigen Lichtern Knickungen oder Ecken aufweist (vgl. Abb. 155, S. 415). Über die für jede einzelne Komponente des Binärgemisches an sich geltende Sättigung wird damit nichts direkt ausgesagt, wenn es auch als sehr wohl möglich zu bezeichnen ist, daß — wie dies im obigen Schema (Abb. 133, 135) dargestellt wurde — die einzelnen farbigen Valenzkurven gerade in den Kardinalpunkten gipfeln und außerhalb derselben abfallen; noch weniger wird damit etwas ausgesagt über das Verhältnis der an den drei verschiedenen Kardinalpunkten geltenden Sättigungen.

Die als *Rayleighgleichung* bezeichnete Gelbgleichung zwischen einem Gemisch von Lithiumlicht ($670,8 \mu\mu$) und Thalliumlicht ($534,9 \mu\mu$) einerseits, Natriumlicht ($589 \mu\mu$) oder einem benachbarten Licht andererseits — ebenso in „erweiterter“ Form (v. KRIES) als Gleichungsreihe zwischen Spektralrot (z. B. $L_{670,8}$) + Gelbgrün (z. B. L_{552} oder L_{550}) = Zwischenlichtern — hat vielfach Verwendung gefunden, um Farbentüchtige wie Farbenblinde typenmäßig zu klassifi-

¹ Besonders deutlich beim Vergleich mit dem Eindruck, welchen dieselbe Mischung auf das vorher für Grün bzw. Gelbgrün „ermüdete“ Auge macht.

zieren (RAYLEIGH, DONDERS, HERING, v. KRIES, KÖNIG, NAGEL¹ an dem von ihm konstruierten Anomaloskop — vgl. oben S. 361, Anm. 7), wobei allerdings die Unvollkommenheit der genannten Gleichungen, ihr bloßer Toncharakter bei Unausgeglichenbleiben einer mehr oder weniger großen Sättigungsdifferenz — speziell für Blaulichtsichtige² — nicht hinlänglich berücksichtigt wurde.

Die praktische Brauchbarkeit der Methode (wenn nicht durch die Möglichkeit von Weißbeimengung verbessert), speziell für Farbenblinde, muß daher problematisch genannt werden³. Als Durchschnittszahlen für das charakteristische Verhältnis von Li:Th erhielt DONDERS einerseits 2,34–3,17:1 (Mittel 2,65:1) für relativ blausichtige Farbentüchtige (im Sinne HERINGS — entsprechend der ersten Gruppe RAYLEIGHs), andererseits 0,26 bis 1,05:1 (Mittel 0,82:1) für relativ gelbsichtige (entsprechend der zweiten Gruppe RAYLEIGHs); für die recht unsichere, heterochromatische Helligkeitsgleichung $a \text{ Li} = b \text{ Na} = c \text{ Th}$, einerseits 68,5 Li = 10 Na = 24,9 Th, andererseits 48,7 Li = 10 Na = 21,4 Th. Auch zwischen den beiden Augen eines und desselben Beobachters sind entsprechende Unterschiede möglich (DONDERS, SAMOJLOFF, v. KRIES, REICHERT⁴ — vgl. S. 360). In analoger Weise fordern, wie hier nebenbei bemerkt sei, die sog. Rotblinden bis etwa 600 μ oder erst 575 (Li:Th < 3:1) weniger, von da an mehr von der langwelligen Komponente (Li:Th > 3:1) und von 525 bis 515 (oder bereits 560 an) weniger von der kurzwelligen Komponente als die sog. Grünblinden (HERING, KÖNIG, v. KRIES⁵); an Helligkeitsgleichungen homogener Lichter ergaben sich durchschnittlich (nach v. KRIES):

$$\begin{array}{l} 196 \text{ bis } 225 \text{ Li} = 10 \text{ Na für sog. Rotblinde,} \\ 36,3 \text{ bis } 40 \text{ Li} = 10 \text{ Na für sog. Grünblinde.} \end{array}$$

Die Rayleighgleichung erweist sich — auch als bloße unausgeglichene Tongleichung — unabhängig von der Lichtstärke⁶, hingegen abhängig vom Adaptationszustand (TSCHERMAK — vgl. S. 397).

Zusammenfassend sei betont, daß es sich bei der Produktion von Gelb durch Addition von zwei unterkomplementären, und zwar der gelbwertigen Spektrumhälfte angehörigen Lichtern, nämlich Gelbrod und Gelbgrün, nicht um eine physiologische Addition handelt, sondern um ein Restphänomen nach Subtraktion der gegenfarbigen und Addition der beiden Gelb- wie der beiden Weißvalenzen⁷ — nach folgendem Schema:

$$\begin{array}{ccccccc} L_1 & R & + & Ge_1 & + & W_1 \\ L_2 & Gr & + & Ge_2 & + & W_2 \\ \hline & R \rightleftharpoons Gr + (Ge_1 + Ge_2) + (W_1 + W_2) \\ \text{Rest:} & & & Ge_{1+2} & + & W_{1+2} \end{array}$$

Für diese Auffassung spricht mit Nachdruck die geringere Sättigung ($Ge:W$) des Binärgemisches gegenüber dem Homogenlichte.

¹ Vgl. die Zitate bei A. TSCHERMAK (H.-D.A., S. 742ff.), speziell E. HERING (indiv. Verschiedenheiten): *Lotos*, N. F. **6** (1886), auch sep. — KRIES, J. v.: *Z. Psychol. u. Physiol.* **13**, 241, 473 (1897) — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 153, 160 (1905) — Zusatz zu HELMHOLTZ: *Physiol. Optik*, 3. Aufl., **2**, 338 (1911). — NAGEL, W. A.: Die Diagnose der praktisch wichtigen angeborenen Störungen des Farbensinnes. Wiesbaden 1899 — *Arch. Augenheilk.* **38**, 31 (1898); **41**, 384 (1899). Vgl. die ausführliche Darstellung oben S. 356ff.

² HERING, E.: *Lotos*, N. F. **6** (1886), spez. S. 36.

³ Vgl. H. KÖLLNER: Störungen des Farbensinnes spez. S. 15, Berlin 1912 — *Arch. Augenheilk.* **78**, 4 (1915); **79**, 302 (1915); **84**, 177 (1919). — STARGARDT u. ORLOFF: Diagnostik der Farbensinnstörungen spez. S. 22, Berlin 1912.

⁴ DONDERS, F. C. (Fall SULZER mit dem Verhältnis Li:Th für R.A.:L.A. = 1,7:1): *Arch. (Anat. u.) Physiol.* **1884**, 518. — HILBERT, R.: *Pflügers Arch.* **53**, 61 (1894). — SAMOJLOFF, A.: *Z. Psychol. u. Physiol.* **41**, 367 (1907). — REICHERT: Einseitige Farbensinnanomalien. Inaug.-Dissert. Freiburg 1916. — KRIES, J. v.: *Z. Psychol. u. Physiol.* **50**, 137 (1918).

⁵ HERING, E. (Erkl. d. F.Bl.): *Lotos*, N. F. **1** (1880), auch sep. — (indiv. Versch. d. F.S.) ebenda N. F. **6** (1885), auch sep. — KÖNIG, A. u. G. DIETERICI: *Z. Psychol. u. Physiol.* **4**, 241 (1892). — KRIES, J. v.: Ebenda **13**, 241, 473 (1897).

⁶ KRIES, J. v. u. M. v. FREY: *Arch. (Anat. u.) Physiol.* **1878**, 336. — TONN, E.: *Z. Psychol. u. Physiol.* **7**, 279 (1894). — HAAS, E.: *C. r. Acad. Sci.* **178**, 418 (1924).

⁷ Vgl. E. HERING: *G.-Z.* S. 284ff.

6. Komplemenz oder Kompensation von farbigen Lichtern, speziell Farblosigkeit von Binärgemischen.

Mischt man einem homogenen Lichte ein zweites im Spektrum nahegelegenes bei, so erhält man bei Verstärkung der zweiten Komponente eine fortschreitende Veränderung des Farbtones in der Richtung nach der zweiten Komponente hin und — bei Wahl des zweiten Lichtes aus dem Nachbarabschnitt des Spektrums — zunächst eine Abnahme der Sättigung bis zu einem Pessimum, über welches hinaus dieselbe wieder ansteigt. Je weiter abliegende Komponenten man wählt, um so ausgiebiger wird die Abwandlung des Farbtones bei fortschreitender Änderung des Intensitätenverhältnisses der beiden Komponenten, um so tiefer das interkurrente Sättigungsminimum. Bei diesem verbleibt zunächst ein Farbreist, welcher der Farbe jener Hälfte des Tonkreises entspricht, welcher beide Komponenten zugehören, d. i. bei Gelbrot + Grüngelb Gelb, bei Gelbgrün + Blaugrün Grün, bei Grünblau + Violett Blau. Wählt man die eine Komponente aus der langwelligen Endstrecke des Spektrums, so erhält man bei Mischung ein um so unsatteres Gelb als Rest, je näher die zweite Komponente über das Gelb an Grün, genauer gesagt an ein bestimmtes Blaugrün heranrückt, je kleiner also ihre Wellenlänge gewählt wird, hingegen erhält man ein um so unsatteres Purpur als Rest, je näher die zweite Komponente von Violett her gegen Grün, bzw. ein bestimmtes Blaugrün vorgeschoben wird, je größer also ihre Wellenlänge gewählt wird. Bei Benutzung von Gelb erhält man mit einer grünblauen Komponente einen grünlichen, mit einer violetten Komponente einen rötlichen Rest. Für die Mischung physikalisch komplexer Glas- oder Pigmentlichter analogen Farbentons gilt entsprechendes.

Zwischen den beiden bezeichneten Lagen für die Komponenten im Spektrum gibt es aber je eine solche, welche bestimmte Lichterpaare bezeichnet, deren Mischung keine allmähliche Veränderung (schließlich nur einen sprunghaften Wechsel!) des Farbtones, sondern bloße Veränderung der Sättigung (und Nuance) bewirkt und bei einem ganz bestimmten Stärkenverhältnis¹ keinen Farbreist mehr erkennen läßt, also wahre Farblosigkeit² ergibt (HELMHOLTZ³). Analoges gilt von Mischung geeigneter physikalisch komplexer Lichter, beispielsweise von gelbem und blauem Pigmentlicht durch Spiegelung oder auf dem Kreisel. Nur sind die dabei verwendeten Lichter in der Regel so komplex, daß sie einander nahezu bis auf die Gesamtheit der in unzerlegtem farblosen Lichte bzw. in dessen Spektrum enthaltenen Strahlungen ergänzen, also — nach der ursprünglichen Bezeichnung, welche noch aus jener Zeit stammt, da man eben

¹ Eine Angabe des zur Komplemenz oder zur Herstellung einer bestimmten Gleichung erforderlichen Verhältnisses der Lichter verschiedener Wellenlänge durch die Relation der Spaltbreiten hat nur orientierenden Wert für die betreffende Anordnung. Allgemeine Bedeutung gewinnt sie erst bei Bezugnahme auf die Energieverteilung (nicht einfach auf die Helligkeitsverteilung!) im benützten Spektrum, also nach Umrechnung in relative Energiebeträge. Vgl. die bezüglichen Beobachtungen von H. v. HELMHOLTZ: *Physiol. Optik*, 1. Aufl. S. 277; 2. Aufl. S. 317; 3. Aufl., 2, 107. — FREY, M. v. u. J. v. KRIES: *Arch. (Anat. u.) Physiol.* **1881**, 336. — KÖNIG, A.: *Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl.* **2**, 945 (1896) *Ges. Abh.* S. 373. — ANGIER, R. P. u. W. TRENDELENBURG: *Z. Psychol. u. Physiol.* **39**, 284 (1905). — KRARUP, H.: *Physisch-ophthalm. Grenzprobleme spez. S.* 100, Leipzig 1906. — EDRIGEE-GREEN, F. W.: *Lancet* **202**, 357 (1922). — BRÜCKNER, A.: *Z. Sinnesphysiol.* **58**, 322, spez. 356 (1927).

² Dieselbe ist — ebenso wie der Farbenton eines Lichtes — bei alleiniger Darbietung im gleichmäßigen Felde zu beurteilen. Ebenso ist ein gemeiniglich als „farblos“ bezeichnetes komplexes Licht, z. B. Tageslicht, erst gesondert auf tatsächliches Farbloserscheinen unter den gegebenen Beobachtungsbedingungen zu prüfen, ehe man dasselbe zur Herstellung einer optischen Gleichung mit einer solchen farblosen Binärmischung verwendet.

³ HELMHOLTZ, H. v.: *Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol.* **1852**, 461, spez. 475 — *Physiol. Optik*, 1. Aufl. S. 279,

nur Pigmentlichter mischen konnte — *physikalisch* „komplementär“ sind. Doch ist eine solche physikalische Vervollständigung durchaus nicht die Vorbedingung für die physiologische Komplementz, indem ja bestimmte Spektrallichter, die natürlich keine solche physikalische „Vervollständigung“ ergeben, paarweise ebensogut physiologische Kompensation, also Farblosigkeit bei bestimmter Mischungsrelation hervortreten lassen (zuerst von HELMHOLTZ¹ erwiesen). Lichterpaare der oben bezeichneten Wirkung werden nun auch dann, wenn sie physikalisch einfach oder homogen sind, *im übertragenen Sinne* als „komplementär“ bezeichnet — besser wäre „kompensativ“. Solche Lichterpaare, welche im Spektrum näher aneinander gelegen sind als die gerade kompensativen, seien als „unterkomplementäre“ bezeichnet; sie können einen, im Extremfall sogar zwei spektrale Kardinalpunkte zwischen sich fassen. Im speziellen Falle (aber nur in diesem!) von Spektralrot und Gelbgrün bis ganz schwach Bläulichgrün ergibt sich beim Sättigungsminimum der Mischung ein Gelbrest von abnehmender Deutlichkeit. Hingegen seien Lichterpaare, welche im Spektrum weiter auseinanderliegen als die gerade kompensativen, „überkomplementär“ genannt; sie fassen — auf den Farbentonkreis bezogen — die Spektrumücke, d. h. Urrot und die Purpurtöne (evtl. auch Urblau) zwischen sich. Im Falle von Spektralrot und Grünlichblau bis einschließlich Violett ergibt sich ein Purpurest von wachsender Deutlichkeit. — Die Lage der komplementären oder kompensativen Strahlungs-paare im Spektrum ist nicht durch irgendwelche physikalische Beziehung² der betreffenden Strahlungen begründet (wie das entsprechend den sog. harmonischen Zahlenverhältnissen für die Lage konsonierender Schwingungszüge in der Akustik gilt — allerdings auch hier nur schematisch, und zwar mit einer ganz charakteristischen Diskrepanz!). Vielmehr beruht die Erscheinung der physiologischen Komplementz oder Kompensation auf physiologischen Momenten, in Abhängigkeit von der Wellenlänge der Strahlungen.

Die Lage der gegenfarbigen Paare erweist sich natürlich als unabhängig von der Art der Lichtquelle und dem Charakter des Spektrums, hingegen als abhängig von der Individualität³, der chromatischen Stimmung des Auges⁴ und anscheinend auch etwas von der Netzhautregion⁵. Nur bei Neutralstimmung

¹ HELMHOLTZ, H. v.: Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. **1852**, 461 — Physiol. Optik, 1. Aufl. S. 277; 2. Aufl. S. 317; 3. Aufl., 2. 106.

² Es ergäbe sich ein Verhältnis der Wellenlängen von 1,20 bis 1,33 (HELMHOLTZ).

³ Vgl. die Unterschiede zwischen den Beobachtern J. v. KRIES (anscheinend relativ blausichtig mit Komplementz von $L_{570,4} + L_{440,4}$ = von Tageslicht beleuchtetes Weißpapier) und M. v. FREY (anscheinend relativ gelbsichtig mit Komplementz von $L_{570,7} + L_{464,8}$): Arch. (Anat. u.) Physiol. **1878**, 336. — KÖNIG, A. u. C. DIETERICI: Wied. Ann. **32**, 579 (1884) — Z. Psychol. u. Physiol. **4**, 261 (1892). — ANGIER, P. u. W. TRENDLENBURG: Ebenda **39**, 284 (1905). — DITTLER, R. u. Y. SATAKE: Z. Sinnesphysiol. **48**, 246 (1914). — Eine Differenz für maculapigmentreiche und pigmentarme Individuen, und zwar in dem Sinne, daß in dem nach LASAREFFS Grunderregungskurven berechneten Gegenfarbenpaare L_{611} und L_{566} die zweite Komponente ersterenfalls nach dem langwelligen, anderenfalls nach dem kurzwelligen Ende hin abweicht, gibt S. W. KRAKOV an [Pflügers Arch. **210**, 781 (1925)].

⁴ Dementsprechend wird man auch hier die bereits durch ca. 2,5–5 Min. Lichtabschluß erreichbare Neutralstimmung als Grundlage für einen Vergleich wählen. Bestimmungen ohne Rücksicht darauf gestatten keinen solchen. Die Angabe von H. KRÄUP (Zitiert auf S. 405, Anm. 1), daß die Lage der komplementären Lichter mit der Intensität etwas variere, weist wohl auf nicht neutrale Stimmung hin.

⁵ Der Satz von J. v. KRIES [Z. Psychol. u. Physiol. **15**, 247 (1897) — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 193 (1905)] „Alle Lichtgemische, die bei parazentraler Betrachtung farblos erscheinen, sehen auch bei beliebig exzentrischer Betrachtung farblos aus“ — ist wenigstens als angenehm gültig zu betrachten. Bei Feldvergrößerung von 1° auf 4°, d. h. mit Einbeziehung extrafovealer Regionen von geringerer macularer Pigmentierung fand A. GULLSTRAND [Graefes Arch. **62**, 35 (1906)] das Komplementärlicht zu L_{120} wandern von 576,5 nach 570 μ .

erweisen sich die urfarbigen Lichter als genau komplementär, sonst ergibt sich eine deutliche Differenz von empfindungsanalytisch festgestellter Gegenfarbe und tatsächlicher Kompensationsfarbe¹. Demgemäß ist das übliche Aufsuchen sog. komplementärer Lichter durch Herstellung einer Gleichung mit einem ohne genauere Prüfung nach dem bloßen Eindruck als farblos betrachteten Mischlicht, speziell mit Tageslicht, prinzipiell fehlerhaft. Einwandfrei ist nur entweder die isolierte Prüfung des Binärgemisches auf Farblosigkeit unter Kontrolle auch bei Herabsetzung der Intensität nach längerer Betrachtung (auf Ergeben eines völlig farblosen Nachbildes — Sukzessivkontrastmethode nach HERING², bei welcher sich selbst untermerkliche Spuren von restierender Farbigkeit dadurch verraten, daß das Feld nunmehr einen Stich im Sinne der Gegenfarbe erhält — mit hoher Empfindlichkeit, $\pm 1,5 \mu\mu$ in maximo) oder die Prüfung nach dem Kriterium der Nichtverschiebung der Kardinalpunkte (vgl. S. 448). Die mit der Sukzessivkontrastmethode als „gegenfarbig wirkend“ bzw. als wahrhaft komplementär befundenen Lichterpaare wichen in einem konkreten Einzelfalle deutlich ab von den durch Vergleich der Binärgemische mit Himmelslicht bestimmten sog. „gleichungskomplementären“ Paaren, und zwar wurde im letzteren Falle zu Spektralrot und Gelb (bis L_{580} oder L_{570}) ein Licht von größerer Wellenlänge ermittelt als es das „gegenfarbig wirkende“ war, zu Gelbgrün ein Licht von kleinerer Wellenlänge (z. B. zu L_{656} L_{481} statt L_{480} , zu L_{566} $L_{461,5}$ statt $L_{463,5}$). Daraus folgt, daß das benutzte Tageslicht nicht neutral farblos war, sondern in diesem konkreten Einzelfalle in gewissem Ausmaße freie grüngelbe Valenz besaß (DITTLER und SATAKE). Die Übereinstimmung von Gegenfarbigkeit, speziell Urfarbigkeit, und Gleichungskomplementz hat sich auch an spektralen Lichtern bei Verwendung von gesichertem Neutralweiß und neutralgestimmtem Auge experimentell erweisen lassen (SCHUBERT). Wir haben sonach sekundäre oder scheinbare Gleichungskomplementz bei verstimmtem Auge und primäre Komplementz bei neutralgestimmtem Auge wohl zu unterscheiden. Als primär oder wahrhaft komplementär oder kompensativ sind solche Lichterpaare zu bezeichnen, welche bei einem bestimmten Intensitätsverhältnis eine Mischung ergeben, welche dem farbig unverstimmten Auge tonfrei-farblos erscheint, dieses selbst nicht farbig verstimmt und ein farbloses Nachbild erzeugt. Hingegen werden durch farbige Verstimmung die zum verstimmenden urfarbigen Lichte disparatfarbigen Kardinallichter so verschoben, daß sie nicht mehr komplementär sind, sondern einen Farbrest im Sinne der Gegenfarbe ergeben. So verschiebt Verstimmung durch Urgelb das Urrot und Urrün gegen sich zu und läßt bei Mischung der sekundär urfarbigen Lichter nunmehr einen Blaurest hervortreten — das Umgekehrte gilt von Verstimmung durch Urblau, wobei ein Gelbrest resultiert.

¹ An Pigmentlichtern von H. AUBERT (1876, S. 518) und E. HERING [Lotos, N. F. 6, 30 (1885) — Pflügers Arch. 43, 1, spez. 2 (1887)] festgestellt; bestätigt durch C. HESS: Graefes Arch. 35 (4), 1 (1889); 36, 1 (1890) [vgl. auch bereits H. HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl., 2, 361 (1911)]. — TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. 117, 473, spez. 476 (1907). An Spektrallichtern G. SCHUBERT (unter TSCHERMAK): Ebenda 220, 82 (1928). — Die Angabe von LADD-FRANKLIN [Z. Psychol. u. Physiol. 4, 211 (1893) — Psychologic. Rev. 8 (1893)], daß ein reines Rot und ein reines Grün nicht Farblosigkeit, sondern Gelb ergäben, ist für Neutralstimmung — also für primäres Urrot und Urrün — durchaus unzutreffend; vielmehr handelt es sich um einen infolge tatsächlicher Blauverstimmung durch Tageslicht hervorgerufenen Anschein (SCHUBERT). Analogerweise ist die Angabe von C. WESTPHAL [Z. Sinnesphysiol. 44, 182 (1910)], daß die Mischung des mit helladaptiertem Auge bestimmten uergelben und urblauen Lichtes für das dunkeladaptierte, d. h. neutral gestimmte Auge einen Grünrest, die Mischung von Urrot und Urrün einen Gelbrest ergibt, auf eine Blaurotverstimmung durch Tageslicht zu beziehen. — Über die Frage der Abweichung der Farbe des simultanen und des sukzessiven Kontrastes von der Gegenfarbe s. unten S. 474 und 486.

² HERING, E.: Z. Sinnesphysiol. 48, 240 (1914).

Für das Urgrün und eine schmale bläulichgrüne sowie eine breitere gelbgrüne Region, also für Lichter zwischen 560 und 492 fehlen komplementäre Lichter im Spektrum¹ (HELMHOLTZ) — entsprechend dem früher betonten Fehlen von Urrot und Purpur in der spektralen Farbenfolge. Für die gelbroten Lichter von 700 bis 620 $\mu\mu$ ändert sich die Wellenlänge für das Komplementärlicht nur sehr langsam, hingegen rasch für Lichter um 570 oder gar gegen 560 zu; spiegelbildlich gilt dasselbe für die violetten Lichter von 400 bis 460 $\mu\mu$, während um 480 oder gar gegen 500 zu die Änderung rasch wird. Es gilt eine angenähert hyperbolische Abhängigkeitsbeziehung der beiden Komponenten [nach GRÜNBERG² entsprechend der Formel $(\lambda - 559) \cdot (498 - \lambda') = 424$, worin λ die langwellige, λ' die kurzwellige Komponente bedeutet] (vgl. Abb. 150, nach HELMHOLTZ). Die kompensative Zuordnung von deutlich bläulichgrünem Lichte (L_{492} nach v. KRIES, L_{485} nach v. FREY, L_{496} nach KÖNIG, L_{494} nach DIETERICI) selbst zum äußersten Spektralrot gibt einen Hinweis darauf ab, daß das Spektralrot durchweg noch mehr oder weniger gelblich ist³. — Nur grob schematisch kann der

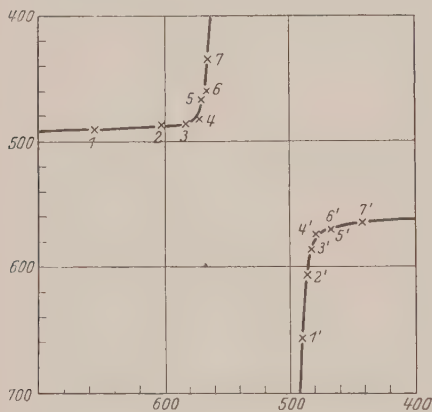


Abb. 150. Diagramm der Lage der komplementären oder gegenfarbigen Lichter im Spektrum: Hyperbel-darstellung. (Nach HELMHOLTZ.)

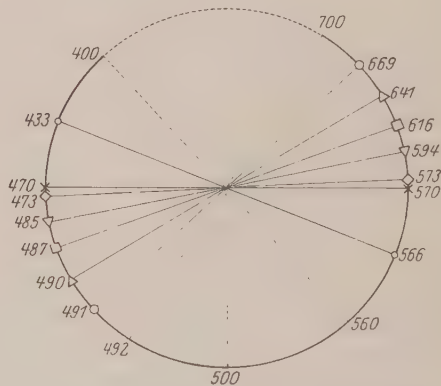


Abb. 151. Diagramm der Lage der komplementären oder gegenfarbigen Lichter im Spektrum: polare Darstellung der spektralen Farbenfolge unter diametraler Anordnung.

nachstehende Kreis mit diagonalen Gegenüberstellung der spektralen Komplementärlichter entworfen werden, wobei der Wellenlängenmaßstab sehr ungleichmäßig ausfällt (Abb. 151).

Das Gesagte gilt ebenso für nichthomogene, komplexe Farblichter, wie sie von Pigmenten reflektiert oder von Farbfiltern durchgelassen oder durch künstliche binäre oder ternäre Mischung von Spektrallichtern gewonnen werden. Bei diesen ist natürlich der Farbentonkreis geschlossen, also eine Kompensation von Urgrün durch Urrot (Neutralstimmung vorausgesetzt!), von Gelbgrün durch Purpur zu erreichen.

Die Produktion von Farblosigkeit aus Mischung von je zwei farbigen Lichtern beruht nach der eingangs formulierten Auffassung auf einer physiologischen Subtraktion bei physikalischer Addition, insofern als die gegenfarbigen Valenzen der beiden Komponenten dann gerade gleich groß sind und bei gleichzeitiger Einwirkung beider Lichter einander gerade aufheben, so daß die daneben bestehenden

¹ F. SCHANZ bezeichnet die ultravioletten Strahlungen als „komplementär“ zu den Lichtern von 560–500 $\mu\mu$ [Z. Sinnesphysiol. **53**, 93 (1923)].

² GRÜNBERG, V.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa **113**, 627 (1904).

³ Vgl. oben S. 335, 337 sowie die messende Bestimmung der Gelbvalenz seitens L. GOLDYTSCH (unter ASHER): Z. Biol. **67**, 35 (1917).

Weißvalenzen beider Strahlungen allein übrigbleiben und summiert zur Wirkung gelangen. Es erfolgt sonach bei Mischung oder Addition von Lichtern eine algebraische Summierung der optischen Valenzen (HERING¹). Wir bezeichnen daher zwei Lichter, gleichgültig, ob sie physikalisch homogen oder komplex sind, in jenem Intensitätsverhältnis, bei welchem sie gerade eine farblose Mischung ergeben, als *gegenfarbig, antagonistisch oder kompensativ äquivalent*. (Nebenbei bemerkt erscheinen die beiden spektralen Komponenten keineswegs durchaus gleich hell, beispielsweise gelblich Rot, Blau, Violett deutlich dunkler als das komplementäre bläulich Grün, Gelb, Gelbgrün, nur Orange und das komplementäre Grünblau angenähert gleich hell².) Bezüglich des Verhältnisses der Helligkeit der beiden Komponenten zur Helligkeit des farblosen Gemisches — durchweg charakterisiert durch gleich helle Intensitätsstufen eines farblosen Vergleichslichtes — lauten die Resultate verschieden. Während die einen Beobachter und Beobachtungsmethoden glatte Additivität der Helligkeiten angeben, lassen die Ergebnisse anderer die Möglichkeit einer charakteristischen Diskrepanz und damit eines spezifischen Einflusses der Farbe auf die Helligkeit offen (vgl. oben S. 399). — Während an gegenfarbigen Lichtern die Gleichheit an farbigem Valenz einfach feststellbar ist, stößt ein solcher Bestimmungsversuch an dispartfarbigen Lichtern auf große Schwierigkeiten; immerhin dürfen wir solchen mischfarbigen Lichtern, welche das Auge so verstimmen, daß eine gleich starke Verschiebung der gegenfarbigen Kardinalpunkte resultiert, gleich große farbige Valenz zuschreiben (vgl. unten S. 450).

Die Auffassung der Komplenzenz oder Kompensation als eines Restphänomens erweist sich für den Physiologen als weit wahrscheinlicher und fruchtbarer wie der Analogieschluß auf ein physiologisches Additionsphänomen angesichts der physikalischen Addition, zumal da so verschiedene Erregungskomponenten wie Urrot und Ugrün oder Gelbrot und Blaugrün und Gelb + Blau oder Grün-gelb und Violett genau dasselbe Additionsresultat, nämlich volle Farblosigkeit ergeben müßten. Zudem muß ja das Bestehen einer selbständigen Weißvalenz farbigem Lichtern nach dem oben Ausgeführten als sichergestellt bezeichnet werden.

Für farblose Binärgemische ergeben sich demnach folgende Valenzschemata:

1. Urrot	R	+	W_1	2. Gelbrot	R	+	Ge	+	W_1
Ugrün	Gr	+	W_2	Blaugrün	Gr	+	Bl	+	W_2
	$R \rightleftharpoons Gr + W_1 + W_2$				$R \rightleftharpoons Gr + Ge$		$Ge \rightleftharpoons Bl + W_1 + W_2$		
	O		$+ W_1 + W_2$		O		$+ W_1 + W_2$		
3. Urgelb	Ge	+	W_1	4. Grüngelb	Ge	+	Gr	+	W_1
Urblau	Bl	+	W_2	Violett	Bl	+	R	+	W_2
	$Ge \rightleftharpoons Bl + W_1 + W_2$				$Ge \rightleftharpoons Bl + Gr$		$Gr \rightleftharpoons R + W_1 + W_2$		
	O		$+ W_1 + W_2$		O		$+ W_1 + W_2$		

An die adaptive und regionale Abhängigkeit farbloser Gleichungen sei hier nur erinnert (vgl. oben S. 377, 383, 385, 397).

Wie oben auseinandergesetzt, erweist sich bei Vergleich von direktem, macularem und indirektem, extramacularem Sehen der Helligkeitseffekt verschiedenartiger Lichter elektiv abhängig von der Netzhautstelle. Als Grundlage dafür kommt in erster Linie ein physikalischer Faktor, nämlich die elektive Absorption seitens des in der Zentralpartie der Netzhaut vorhandenen Maculapigments in Betracht, welches die Strahlungen der kurzwelligen Spektralhälfte in zunehmendem Maße absorbiert, so daß bei gleicher Stärke der einfallenden

¹ HERING, E.: G.-Z. S. 290ff.

² HELMHOLTZ, H. v.: Physiol. Optik, 1. Aufl. S. 278; 3. Aufl. 2, 107. — SINDEN: Proc. opt. Soc. Amer. 1922.

Lichter ungleich starke Terminallichter die Stäbchen-Zapfenschicht treffen. In zweiter Linie — für die extramaculare Region allein — ist beim Tagessehen bzw. im Helladaptationszustand eine regionale Verschiedenheit der Weißvalenzen zu erschließen (vgl. oben S. 383). Dementsprechend ergibt sich auch eine Abhängigkeit des Mischungsverhältnisses komplementärer Lichter sowie optischer Gleichungen (E. ROSE, HERING) von der Netzhautstelle¹. In der ganzen extramacularen Region bleibt allerdings das Intensitätsverhältnis für eine farblose Mischung — wenigstens recht angenähert — konstant (HESS²).

Die *individuellen* Verschiedenheiten an Wellenlängen und Intensitätsrelation komplementärer Mischungen sowie an optischen Gleichungen lassen sich z. T. auf individuelle Differenzen in der elektiven Absorption der Medien, speziell in der Maculapigmentierung beziehen — anderenteils sind individuelle Differenzen im reizvermittelnden wie im nervösen Apparate, also Unterschiede in der spektralen Verteilung der farbigen wie der Weißvalenzen im engeren Sinne verantwortlich zu machen. Die *Typenverschiedenheit zwischen gelblichtsichtigen und blaulichtsichtigen Farbentüchtigen*, welche in absorptiver Hinsicht durch Bedarf einer relativ großen oder relativ geringen Menge der kurzwelligen Komponente bei der Mischung von Urrot aus Rot und Blau, von Gelb aus Rot und Grün, von Ugrün aus Grün und Blau sowie durch relativ kurzwellige oder relativ langwellige Lage des Ugrüns im Spektrum charakterisiert ist, beruht im wesentlichen *nicht* auf Differenzen der Absorption seitens der Medien, speziell der Macula. Vielmehr kommen dafür typenmäßige Unterschiede in der spektralen Verteilung der farbigen wie auch der Weißvalenzen in Betracht. Erweist sich doch jene Trennung nur für den Helladaptationszustand zutreffend, während sie beim Dämmerungssehen in Wegfall kommt (vgl. oben S. 363).

7. Ableitung der Mannigfaltigkeit der Farben aus einer beschränkten Zahl von Grundlichtern.

Schon die Denkökonomie, ebenso die oben angeführten Erfahrungen mit der experimentellen Mischung von Lichtern führen zu dem Problem, aus welcher Minimalzahl passend gewählter Lichter die tatsächliche Mannigfaltigkeit der Farbentöne, aber auch der Sättigungsstufen und Nuancen darstellbar sei, oder auf welche „Grundlichter“ dieselbe reduzierbar wäre. Diese Frage wird oft — in unzulässiger Vermengung von Reiz und Reizeffekt, Lichtstrahlung und Farbenempfindung — als das Problem der „Grundfarben“ bezeichnet.

Bezüglich des *Farbentones* ist zunächst daran zu erinnern, daß bereits bloße Intensitätssteigerung mischfarbiger Lichter aus der gelbwertigen Spektrumhälfte deren Farbenton gegen das reine Gelb zu verändert; dasselbe gilt für Lichter aus der blauwertigen Hälfte bezüglich des reinen Blau (vgl. S. 348). Während bei Wahl eines (primär) urfarbigen Lichtes durch Intensitätssteigerung keine neuen Farbentöne, sondern nur Sättigungsstufen und Nuancen in strenger Bindung, und zwar jede nichtoptimale Sättigungsstufe in einer dunklen und einer hellen Nuance erhalten werden, gestattet die Wahl eines einzelnen mischfarbigen Lichtes von beliebig variabler Stärke durch bloße Steigerung der Lichtstärke alle Zwischentöne desselben Spektrumabschnittes bis zu einem der beiden Kardinalpunkte für Gelb und Blau zu produzieren, so daß in maximo fast ein ganzer Quadrant des Spektrums bzw. des Farbenkreises durchlaufen wird, allerdings unter fortschreitender Abnahme der Sättigung und Erhellung der Nuance bzw. unter zwangsläufiger Koppelung eines bestimmten Farbentones mit einer bestimmten

¹ HERING, E.: Pflügers Arch. **54**, 277 (1893).

² HESS, C.: Graefes Arch. **35** (4), 1 (1889). Vgl. S. 406, Anm. 5.

Sättigungsstufe und Nuance sowie Helligkeitsstufe (bei Voraussetzung von Konstanz des beobachtenden Auges). Mit einem *einzigem* passend gewählten, d. h. mischfarbigen, jedoch dem Urrot oder Ugrün nahestehenden *Lichtes* vermögen wir durch bloßen Intensitätswechsel nahezu die Strecke zwischen zwei Kardinalpunkten bzw. Urfarben zu beherrschen, also bereits fast ein Viertel der möglichen Farbtöne zu erzeugen, allerdings unter absoluter Bindung von Sättigung und Nuance.

Aus zwei *Lichtern* von beliebiger variabler Einzelstärke und Mischungsrelation erhalten wir, wenn sie gerade gegenfarbig bzw. komplementär sind, durch Änderung des Verhältnisses wesentlich Sättigungsstufen und Nuancen zunächst des einen, dann über eine bestimmte farblose Umschlagsstufe hinweg des anderen Lichteindrucks. Weitgehende Intensitätsvariation jeder einzelnen Komponente führt, wenn diese mischfarbig ist, zur Produktion der Farbtöne bis Gelb oder Blau in gebundener Sättigung und Nuance, so daß günstigenfalls zwar nicht eigentlich durch Mischungswechsel, wohl aber durch Wechsel der Einzelstärke die Farbtöne von nahezu zwei nichtbenachbarten Quadranten produziert werden können, ferner durch gleichzeitige Mischung eine gewisse Lockerung der Bindung von Sättigung und Nuance erreicht werden kann. — Andererseits ist bei Wahl von zwei unterkomplementären *Lichtern* desselben Quadranten durch Mischung die Reihe der demselben Quadranten angehörenden Zwischentöne, durch Steigerung der Einzelstärke des einen oder (wenn mischfarbig) beider Lichter, die Tonfolge bis Urgelb oder Urblau produzierbar, und zwar mit gebundener Sättigung und Nuance. Bei Wahl von zwei unterkomplementären *Lichtern* benachbarter Quadranten gilt dasselbe für die Erzeugung der Zwischentöne durch Mischung, wobei im Übergangspunkt ein der von beiden Komponenten umfaßten Urfarbe entsprechender Rest verbleibt. Jede mischfarbige Komponente gestattet überdies die zugehörige Halbreihe der Zwischentöne bis Gelb oder Blau auch durch bloße Intensitätsvariation zu erzeugen, so daß günstigenfalls alle Zwischentöne von fast zwei Quadranten (nämlich bei Lichtlage im 1. und 2. oder 3. und 4. Quadranten) auf zweifachem Wege in verschiedener, aber noch weitgehend gebundener Sättigung und Nuance hervorgerufen werden können. Hingegen sind bei Lichtlage im 2. und 3. Quadranten durch Mischung die Zwischentöne, durch weitgehende Steigerung der Einzelintensität einerseits gleichfalls die Halbreihe bis Gelb, nicht aber jene darüber hinaus produzierbar, andererseits die Halbreihe bis Blau hinzufügbare. Analoges — nur mit Durchlaufen von zwei urfarbigen Übergangspunkten der Mischung — gilt bei noch unterkomplementärer Lichtlage im 1. und 3. Quadranten, also bei Wahl von gelbrotem und schwach bläulichgrünem Licht. — Gegebenes von zwei überkomplementären *Lichtern*, welche — wie gesagt (S. 406) — die Farbentonlücke im Spektrum zwischen sich fassen, gestattet gleichfalls einerseits die Zwischentöne, und zwar auch die im Spektrum fehlenden, nämlich Urrot und Purpur zu erzeugen, andererseits durch bloße Intensitätssteigerung jeder einzelnen Komponente die Halbreihe bis Gelb oder Blau in gebundenen Sättigungsstufen und Nuancen zu produzieren oder überhaupt erst hinzuzufügen. Jedenfalls ist aus der vorstehenden Analyse zu ersehen, daß sich mit zwei passend gewählten *Lichtern* bereits eine sehr große Mannigfaltigkeit, nämlich nahezu drei Viertel der möglichen Farbtöne hervorgerufen lassen, wenn auch unter sehr weitgehender Bindung von Farbenton und Sättigung bzw. Nuance¹.

¹ Die Produktion einer Farbenmannigfaltigkeit aus bloß zwei Komponenten — nämlich mit Hilfe eines Orange- und eines Blaugrünfilters bzw. einer partiellen Rot- und Blaugrünfärbung des Films — hat in der Farbenkinematographie praktische Verwendung gefunden (Kinemakolorverfahren von URBAN und SMITH, Technikolorverfahren von WOLFF-HEIDE) — [Naturwiss. 9, 790 (1921)].

Zu voller Freiheit von jeder Beschränkung bezüglich des Farbtones, also zur Herstellung jedweder Farbe im engeren Sinne, ist die *Wahl von drei passenden Lichtern* erforderlich (*Newtonsches Mischungsgesetz*) — „passend“ insofern, als höchstens zwei derselben urfarbig sein dürfen, keineswegs aber alle drei, allgemeiner gesagt: nicht zwei davon komplementär sein dürfen. Im letzteren Falle gelingt nämlich nicht die Darstellung der Farbtöne, welche der durch die vierte Urfarbe bezeichneten Hälfte des Farbkreislaufes angehören; es sind eben nur alle Farbtöne der anderen Hälfte produzierbar! Jene Lücke wird erst ausgefüllt, wenn die drei Lichter mehr als zwei Quadranten des Farbkreislaufes umfassen, d. h. drei verschiedenen Quadranten angehören, also das erste und dritte nicht unterkomplementär oder komplementär, sondern bereits überkomplementär sind. *Das die drei Lichter versinnbildende Strahlenbüschel darf nur Winkel unter 180° aufweisen* (vgl. Abb. 152). Empfindungsanalytisch formuliert lautet die Forderung: es müssen in den von den drei Lichtern einzeln hervorgerufenen Empfindungen bereits alle vier möglichen Tonelemente der

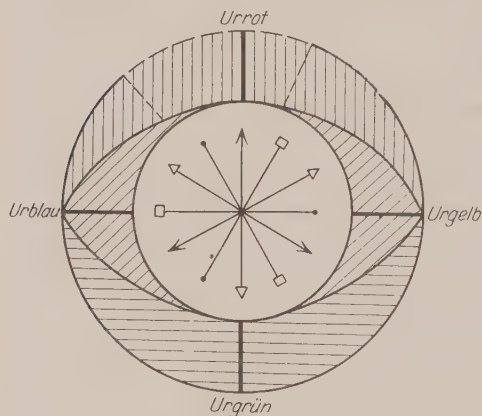


Abb. 152. Schema „passender“ Drei-Lichtergemische zur Produktion aller Farbtöne.

Farbenempfindung (Rot, Gelb, Grün, Blau) nachweisbar enthalten sein¹. Eine solche Dreilichtermischung bedeutet in Wahrheit eine Vierfarbennischung. Es genügen also zur Erreichung unbeschränkter Tonmannigfaltigkeit nur dann *drei physikalische Variable*, wenn denselben *vier physiologische Variable* entsprechen; diese Ökonomie auf dem Gebiete der physikalischen Reize ist nur dadurch möglich, daß die physiologischen Reizwirkungen einem Kontinuum oder Kreise mit zweifacher Häftung bzw. mit Viertelung zugehören. Daß die von jeder Komponente entnommene Lage aus bis zum Urrgelb oder Urrblau gelegenen Zwischen-

töne nicht bloß durch Mischung, sondern — wenn auch in einer, allgemein gesagt, verschiedenen, gebundenen Sättigungsstufe und Nuance — ebenso durch Intensitätsänderung jedes Einzellichtes produzierbar sind, bedarf nach den obigen Ausführungen kaum der Erwähnung.

In etwas banaler Ausdrucksweise kann man sagen: günstigenfalls kann man aus einem Licht zwei Farben, nämlich auch Gelb oder Blau, erzeugen, aus zwei Lichtern drei Farben, aus drei Lichtern alle vier Farben. So ist aus (gelblichem) Spektralrot noch Gelb, aus (bläulichem) Grün noch Blau, aus Spektralrot und (gelblichem) Grün noch Gelb, aus Spektralrot, (gelblichem) Grün und Blau oder

¹ Diesbezüglich sei an das Ergebnis von HELMHOLTZ (Physiol. Optik. 1. Aufl. S. 273, 289; 3. Aufl. 2, 102, 118) erinnert, daß Grün nicht aus gelbem und blauem Lichte zusammengesetzt werden kann, wenn man nicht Modifikationen derselben nimmt, die selbst schon grünlich sind. Der Genannte bemerkt mit vollem Recht, daß sich Rot, Gelb und Blau als Grundlichter unbrauchbar erweisen. Auch aus Rot, Grün, Violett sei nur ein mattes Gelb und ein unsattes Blau zu erhalten, die beide vom gesättigten spektralen Gelb und Blau deutlich verschieden seien. Überhaupt gebe es keine solchen drei Spektrallichter, durch deren Zusammensetzung man auch nur erträglich die zwischenliegenden Farben nachbilden könnte. — Vgl. dazu auch die Versuche der Auswertung der Spektralfarben durch drei Grundlichter, wie sie speziell R. A. HOUSTON u. E. DOW [Philosophic. Mag. 45, 169 (1923)] sowie H. ROENNE [mit der Ableitung von 5 statt 3 Komponenten! — Acta ophthalm. (Københ.) 1, 147 (1923)] unternommen haben (vgl. S. 417).

Violett noch Gelb (sowie Blau), aus Spektralrot, (grünlichem) Gelb und (grünlichem) Blau noch Grün zu erhalten.

Der Fortschritt in der Erzeugbarkeit von Mannigfaltigkeit an Farbenton, Sättigung und Nuance sei noch durch folgende Vergleichsübersicht charakterisiert:

	I. Mannigfaltigkeit an Farbenton		II. Mannigfaltigkeit an Sättigung und Nuance
	A) durch Änderung der Einzelintensität	B) durch Mischung	
1. bei Wahl von 1 mischfarbigem Spektrallicht	Halbreihe bis Gelb oder Blau — günstigenfalls nahezu 1 Quadrant	—	absolute Bindung an den Farbenton
2. bei passender Wahl von 2 Spektrallichtern — d. h. unter- oder überkomplementär (nicht aber komplementär!), also eines oder beide mischfarbig	wenn mischfarbig ebenso — günstigenfalls nahezu je 1 Quadrant	alle Zwischentöne mit 1 (oder 2) urfarbigem Übergangspunkt — günstigenfalls nahezu 2 Quadranten	sehr weitgehende Bindung an den Farbenton
3. bei passender Wahl von 3 Spektrallichtern — d. h. aus drei verschiedenen Quadranten.	wenn mischfarbig ebenso — günstigenfalls nahezu je 1 Quadrant	günstigenfalls nahezu 3 Quadranten alle Farbtöne mit 4 urfarbigen Übergangspunkten (wovon einer von relativ geringer Sättigung) — alle 4 Quadranten	weitgehende Bindung an den Farbenton

Aus dieser Zusammenstellung ist klar zu ersehen, daß aus drei passend gewählten Lichtern zwar alle Farbtöne des vollständigen Farbentonkreises produziert werden können, durchaus aber nicht das ganze System aller möglichen farbigen Empfindungen. Trotzdem wird noch häufig beides identifiziert, ja geradezu eine These letzterer Art vertreten¹; ein solches Vorgehen muß mit Nachdruck unberechtigt und unrichtig genannt werden.

Immerhin kann der Physiker mit drei „Grundlichtern“ arbeiten. So läßt sich — unter der (unberechtigten²) Voraussetzung eines Parallelismus von „Farbenintensität“ oder von „Helligkeit“ mit Stärke des einzelnen farbigen Lichtes und unter Gleichsetzung der letzteren mit Gewicht — die einem gegebenen farbigen Lichte gleichwertige Mischung von zwei oder drei anderen Lichtern auf Grund der Schwerpunktsregel ermitteln und eine *geometrische Farbentafel* (zuerst NEWTON, dann MAXWELL³) konstruieren⁴. Ordnet man nämlich drei passend, d. h. aus drei Quadranten gewählte Lichter in den Ecken eines gleichseitigen Dreiecks oder

¹ Beispielsweise seitens F. EXNER: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa **111**, 857 (1902).

² Wie bereits oben S. 369 ausgeführt, ist die Voraussetzung unzulässig, daß gleichhellen Lichtern verschiedener Wellenlänge gleiche Intensität zukomme, und daß die n -fache Lichtstärke einer und derselben Strahlung einer n -fachen Helligkeit entspreche, also Intensität und Helligkeit einfach parallel gehen. HELMHOLTZ selbst (Physiol. Optik, 1. Aufl. S. 277; 2. Aufl. S. 312; 3. Aufl. **2**, 107) macht auch darauf aufmerksam, daß die komplementären Lichtmengen im allgemeinen nicht gleich hell erscheinen (vgl. oben S. 449).

³ MAXWELL, J. C.: Proc. roy. Soc. Lond. **10**, 404, 489 (1860) — Philosophic. Trans. **150**, 57 (1860). — HELMHOLTZ, H. v.: Physiol. Optik, 1. Aufl. S. 292; 3. Aufl. **2**, 121. FICK, A.: Hermanns Handb. d. Physiol. **3** (1), 182 (1879). — KRIES, J. v.: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 116, 162 (1905). — GREENWOOD: Physiology of the special senses. S. 131. London 1910. — PEDDIE: Colour vision. London 1922. — EXNER, F.: Zitiert Anm. I. — IVES, H. E.: J. Frankl. Inst. **195**, 23 (1923). — Vgl. auch E. HERING [Lotos **7**, 1 (1887)] sowie die Kritik F. HILLEBRANDS an der Schwerpunktsregel (Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck 1917).

⁴ Vgl. dazu H. HELMHOLTZ: 1. Aufl. S. 283; 3. Aufl. **2**, 112ff. — AUBERT, H.: S. 170ff. (1865); S. 525 (1876).

Vektorentripels an und setzt man in den von den drei Ecken gleich weit abliegenden Schwerpunkt (entsprechend gleicher Intensität aller drei Grundlichter) Weiß bzw. das Maximum der (farblosen) Helligkeit an, so bezeichnet jeder Punkt innerhalb des Dreiecks einerseits ein charakteristisches Gewichts- oder Stärkenverhältnis der drei Grundlichter, andererseits einen bestimmten Farbenton und einen bestimmten Grad von Weißverhüllung bzw. von Helligkeit. Für die Reihe der Spektrallichter erhält man dabei als sog. Mischlinie eine Kurve (MAXWELL, HELMHOLTZ, A. FICK, KÖNIG, v. KRIES, F. EXNER, IVES), in welcher jeder Punkt je nach Abstand von den drei Ecken und vom Schwerpunkte das an Farbenton und Helligkeit dem betreffenden Homogenlichte äquivalente Mischungsverhältnis der drei Grundlichter bezeichnet (vgl. Abb. 153 und 154). In einer solchen Kurve kommen Violett und Rot weiter, Gelb und Grün näher von dem mit Weiß bezeichneten Schwerpunkt zu liegen, was der relativen Helligkeit und zugleich der vermuteten Sättigungsverschiedenheit entspricht. Die übliche Zeichnung einer deutlichen gegen den Schwerpunkt gerichteten Konkavität,

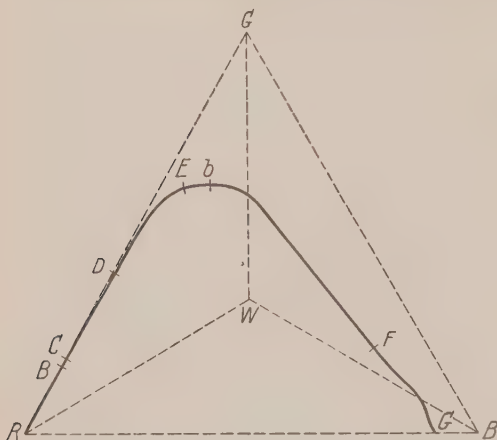


Abb. 153. Bogenförmiger Linienzug, sog. Mischungslinie der Spektrallichter um den Schwerpunkt (W — entsprechend Weiß) des umschriebenen Dreiecks. (Nach F. EXNER.)

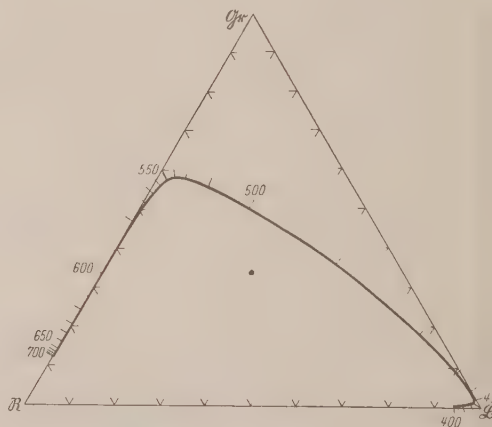


Abb. 154. Mischliniendreieck nach der Schwerpunktsregel. (Nach IVES.)

Knickung oder „Ecke“ in der Gegend des Grün — allerdings meist noch im gelblichen Grün um 530 bis 520 — entspricht der Tatsache, daß eine binäre Grünmischung aus Gelbgrün und Blaugrün erheblich weniger satt erscheint als die tongleichen Spektrallichter der Zwischenstrecke. Eine analoge Stellung müßte aber in der Farbentafel auch dem Spektralblau zuerkannt werden, da auch eine binäre Mischung von Grünblau und Violett wohl im Ton, nicht aber in der Sättigung die Zwischenlichter erreicht. Diese Forderung berücksichtigt jedoch die Kurvendarstellung nach E. KÖNIG so gut wie nicht, jene nach v. KRIES und F. EXNER (Abb. 153) nur recht unvollkommen; die Kurve nach IVES (Abb. 154) zeigt wohl eine „Ecke“, jedoch erst bei 440 statt um 470, also nahe an der Grenze der tongleichen violetten Endstrecke. Es müßte jedoch im Blau statt einer schwachen Ausbiegung ebensogut eine Knickung oder „Ecke“ stehen wie im Grün. Zu demselben Schlusse führt die relativ geringe Sättigung des äußersten Spektralviolett, das vom Farbentüchtigen im indirekten Sehen, vom Farbenschwachen selbst im direkten Sehen auf beschränktem Felde leicht farblos gesehen wird und demnach dem Weiß-Schwerpunkte näher gerückt sein muß als das Spektralblau. Ganz unberechtigt ist die allgemein übliche nahezu

geradlinige Führung der Kurve in der Gelbregion zwischen Rot und Gelbgrün, da auch hier eine binäre Mischung an Sättigung deutlich zurücksteht hinter den homogenen Zwischenlichtern (vgl. oben S. 401); auch für Gelb ergibt sich sonach eine Kehre oder Ecke. Muß schon die gleichzeitige Berücksichtigung von Helligkeit und Sättigung als undurchführbar¹ bezeichnet und durch alleinige Darstellung der Sättigung ersetzt werden, so erweist sich das entworfene Schema sowohl in der Blauregion als in der Gelbregion als einfach falsch und den Tatsachen widersprechend; es fehlt hier glatt die für das spektrale Urgelb und seine Nachbarlichter charakteristische relativ satte Empfindung oder besser Empfindungsreihe. *Aus diesen Gründen muß die Dreilichterökonomie mit allem Nachdruck als irreführend und gewalttätig bezeichnet werden*².

Demgegenüber erfordert die Feststellung, daß die drei Kardinalpunkte Gelb, Grün, Blau Maxima an Sättigungsdifferenz entsprechen — daß also durch keinerlei Mischung ein so sattes oder gar satteres Urgelb, Urgrün, Urblau produziert werden kann als durch die entsprechenden Spektrallichter — die *Deduktion von drei die genannten Urfarben bezeichneten Knickungen oder Ecken im Linienzuge der Spektrallichterreihe*, also nicht bloß einer Ecke im Grün, sondern auch einer solchen im Gelb und im Blau. Man kann an dieser Forderung, zu welcher nicht ein theoretisches Vorurteil, sondern der exakt beobachtete Tatbestand führt, nicht vorbeigehen, ohne in schwere Irrtümer zu verfallen. Das übliche Bogen-schema mit nur einer Ecke und zwei nahezu geraden Seiten kann nicht aufrechterhalten werden.

Wir gelangen demgemäß zur schematischen Darstellung der Farbenfläche nach Ton und Sättigung (nicht zugleich Helligkeit) durch ein *Viereck*, dessen Ecken relativ scharf und dessen Seiten (angenähert) geradlinig anzusetzen sind³, in dessen Schwerpunkt⁴ Weiß oder ein beliebiges Grau zu denken ist und dessen vierte dem Urrot entsprechende Ecke mit der anschließenden Purpurstrecke im Spektrum selbst fehlt, also nur virtuell (durch Mischung ohne Erreichen optimaler Sättigung) ergänzt werden kann (vgl. Abb. 155). Diese Darstellung der Mischlinie der Spektrallichter in Form eines Viereckzuges bedeutet nicht die Vorwegnahme einer Theorie des Farbensinnes, sondern bloß ein Schema, welches tatsächlich der Gesamtheit der oben formulierten Gesetze der Lichtermischung,

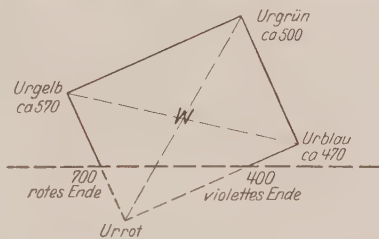


Abb. 155. Viereckiger Linienzug der Spektrallichter um den Schwerpunkt (W — entsprechend Weiß) mit fehlender bzw. ergänzter Urrot-Ecke.

¹ Dementsprechend schlägt S. RÖSCH [Physik. Z. **29**, 83 (1928)] die Darstellung der Helligkeit in der dritten Dimension dar — also das Einschließen des NEWTON-MAXWELLSchen Dreiecks oder Vektorentripels in ein räumliches Dreikant, dem es als ebener Basalschnitt zugehört. Vgl. auch die Darstellung des realen Farbenraumes als irreguläres Rhomboeder bei R. LUTHER: Z. techn. Physik **8**, 540 (1927).

² Vgl. auch den Nachweis von W. SEITZ [Z. Sinnesphysiol. **54**, 146 (1923) — Physik. Z. **22**, 297 (1922)], daß jene Plättchen bzw. Pigmentlichter im OSTWALDSchen Atlas, welche nach der Definition von HELMHOLTZ-F. EXNER gleichen Weißgehalt und gleiche Sättigung haben sollten [s. auch die Messungen von A. KOHLRAUSCH: Physik. Z. **21**, 396 (1920)], beträchtlich davon abweichen.

³ Entsprechend der Möglichkeit, zwischen zwei Lichtern desselben Spektrumabschnittes und allen dazwischengelegenen Strahlungen vollkommene Gleichungen herzustellen.

⁴ Bei Annahme eines rechtwinkligen Vierecks zeigt der Schwerpunkt allerdings gleichen Abstand von den vier Ecken, was gleichen Sättigungsgrad bedeuten würde; durch Ausfall der Urrotecke im Spektrum nähert sich derselbe der Urgrünecke, was geringere Sättigung des spektralen Grün gegenüber Gelb und Blau bedeuten würde. Doch sei die Rechteckform nur schematisch als einfachster Fall gewählt und weder Rechtwinkligkeit, noch punktuelle Schärfe der Ecken, noch strikte Geradlinigkeit der Seiten des Vierecks grundsätzlich vertreten!

auch dem Nachweise von drei Sättigungsdifferenzmaxima im Spektrum, nicht bloß dem Einzelsatze von der Dreilichterökonomie für den Farbenton gerecht wird.

Nur nebenbei sei bemerkt, daß für den Farbenschwachen bzw. Rotgrün- oder Gelbblauschwachen das schematisch angenommene Rechteck durch Reduktion der Gelbblau- oder der Rotgrün-Diagonale in ein Rhomboid übergeht, für den Partiielfarbenblinden bzw. Rotgrün- oder Gelbblau-Blinden in eine gerade Strecke, welche der Gelbblau- oder Rotgrün-Diagonale beim Farbentüchtigen entspricht. Dabei erscheinen beim Rotgrünblinden die Endstrecken der Diagonale doppelt mit Lichtarten besetzt, da ja zwischen je zwei bestimmten Lichtern der langwelligen und zwischen je zwei bestimmten Lichtern der kurzwelligen Spektralhälfte vollständige Gleichungen ohne Sättigungsunterschied möglich sind; es sind gewissermaßen die beiden rotwertigen Endstrecken und die beiden grünwertigen Seiten des Vierecks auf die Gelbblau-Diagonale zusammengeklappt oder besser gesagt: auf diese, und zwar parallel zur Rotgrün-Diagonale projiziert. — Beim Gelbblau-Blinden ist eine vollständige Doppelbesetzung der grünwertigen Halbdiaagonale und eine Doppelbesetzung einer gewissen Innenstrecke der rotwertigen Halbdiaagonale mit Spektrallichtern zu erwarten. Für den Totalfarbenblinden reduziert sich die Mischlinie auf einen Punkt — entsprechend dem farblosen Schwerpunkt des Mischlinien-

zuges des Farbentüchtigen.

Im Gegensatz zu der Wertung, welche die Darstellbarkeit des Farbensystems unter Verwendung von bloß drei Grundlichtern seitens zahlreicher Physiker gefunden hat, muß der Physiologe — ohne die Brauchbarkeit eines solchen einfachsten Schemas bestreiten zu wollen — doch folgendes betonen: für die Physiologie bedeutet das Operieren mit drei Grundlichtern keine wahre Reduktion des Farbensystems, genauer gesagt, bloß des Farbentonsystems auf drei Grundkomponenten, sondern nur eine scheinbare Ökonomie, welche bei Nutzenanwendung auf die Theorie des Farbensinnes leicht trügerisch werden kann, wie bei deren Darstellung noch auszuführen sein wird.

Der experimentelle Beweis dafür, daß mit der Wahl von drei Lichtern, die drei verschiedenen Quadranten angehören, nur eine Scheinökonomie erreicht

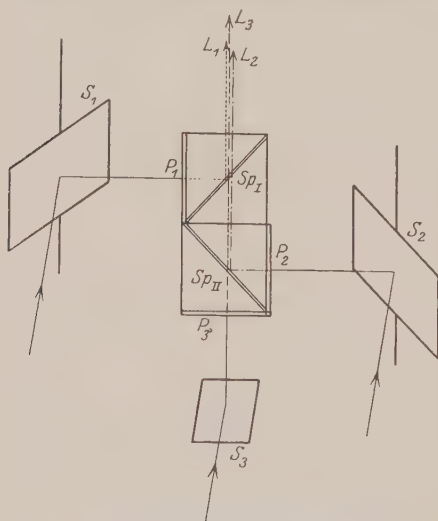


Abb. 156. Schema des Dreilichtermischapparates (Leukoskop). Mischung 1) des von Schirm S_1 durch Platte P_1 durchgesandten und von der spiegelnden Oberfläche S_{PlI} reflektierten Lichtes L_1 ; 2) des Lichtes von S_2 durch P_2 und S_{PlII} ; 3) des Lichtes L_3 von S_3 durch P_3 . (Nach HERING.)

wird, daß also die Dreilichtermischung hiebei eine Vierfarbenmischung bedeutet, ist am einfachsten am *Leukoskop* (nach HERING — Abb. 156) zu erbringen, in welchem drei passende Glaslichter, nämlich gelblichrotes (L_3 von S_3 durch P_3 filtrierte), gelblichgrünes (oder urgrünes — L_1 von S_1 durch P_1 filtrierte und von S_{PlI} reflektierte) und etwa urblaues (L_2 von S_2 durch P_2 filtrierte und von S_{PlII} reflektierte), zu einem farblosen Eindrucke (seitens $L_1 + L_2 + L_3$) gemischt werden. Daß hier in der ersten, evtl. auch in der zweiten physikalischen Komponente die scheinbar fehlende vierte physiologische Komponente, das Gelb, sozusagen drinsteckt, zeigt nicht bloß die Empfindungsanalyse, sondern das Alleinhervortreten eines (zwar unsatten) Gelb, sobald man die blaue Komponente abblendet; dieselbe kompensiert eben bei Zugabe das übrigbleibende Gelb bis zum Erreichen einer farblosen Mischung. Gleiches ist natürlich am Farbenkreisel oder an einem Spektrallichtermischapparat zu beobachten — ebenso wie das analoge Restieren von Grün aus Grüngelb und Grünblau bei zeitweiligem Ausschalten der dritten, möglichst urroten Komponente eines farblosen ternären Gemisches.

Schon das oben geschilderte Verhalten berechtigt zur Auffassung des Hervorgehens der gelben Farbe nicht aus Addition von roter und grüner Farbe, sondern aus Subtraktion oder Kompensation dieser beiden unter Restieren eines gelben Anteiles, welcher eben in der einen Ausgangsfarbe oder gar in beiden vorhanden war. Die Auffassung des scheinbaren Neuauftretens einer vierten Farbe bei Dreilichtermischung als eines Subtraktions- oder Restphänomens wird noch dadurch gestützt, daß die betreffende Farbe auf diesem Wege nur in relativ unsatten Stufen produzierbar ist.

Im Gegensatz zur Erschöpfung aller möglichen Farbentöne bei passender Wahl von drei Lichtern ergibt sich hiebei noch immer eine weitgehende Beschränkung oder Bindung bezüglich der Erzeugbarkeit von Sättigungsstufen und Nuancen. Auch bei Gegebensein von drei noch so passend gewählten Spektrallichtern hat es sich als *praktisch unmöglich* erwiesen, *die Eindrücke aller übrigen Spektrallichter vollkommen zu erreichen*; es gelingt dies zwar an Farbenton, nicht aber an Sättigung, da die Gemenge von zwei mischfarbigen Lichtern aus verschiedenen Quadranten mindersatte Eindrücke ergeben als die homogenen Zwischenlichter. Wir können eben durch Mischung keine so satten Eindrücke hervorrufen, als sie die urfarbigen Spektrallichter vermitteln. Dieses fundamentale Hindernis wird erst überwunden, wenn durchwegs urfarbige Lichter gewählt werden; bei der Wahl der drei solchen im Spektrum werden zwar alle Zwischenlichter reproduzierbar, hinwiederum entfällt die Möglichkeit, die Farbentöne der übrigen Spektrumabschnitte bzw. der übrigen zwei Quadranten des Farbentonkreises zu erzeugen. Es ist praktisch wie theoretisch sehr wichtig, sich diesen Mangel stets klar vor Augen zu halten.

Dementsprechend hat auch eine *Eichung des Spektrums*, welche auf Grund von Gleichungen zwischen den einzelnen homogenen Strahlungen einerseits und drei Grundlichtern (bzw. jeweils 2 oder 1) (für den Partiellfarbenblinden mit zwei Lichtern — vgl. oben S. 402) vorgenommen wird, nur eine beschränkte Bedeutung¹, da bei Wahl von mischfarbigen Strahlungen nur Tongleichheit, nicht Sättigungsgleichheit mit den um einen Kardinalpunkt gelegenen Spektrallichtern zu erreichen ist: auch ist dann der Farbenton jedes Grundlichtes von der Intensität abhängig. Bei Wahl von drei urfarbigen Grundlichtern bleiben hinwiederum die übrigen zwei Quadranten des Farbentonkreises uncharakterisierbar. Selbstverständlich ist auf möglichste Konstanz des Adaptationszustandes während der Beobachtungsreihe zu achten und Variation der Lichtintensität und des Zustandes streng zu unterscheiden; in beiderlei Beziehung ist vielfach gefehlt worden. Immerhin gestatten selbst die auf Grund einer solchen *Gleichungseichung des Spektrums mit drei Grundlichtern* gewonnenen Kurven (so speziell jene von A. KÖNIG) eine Umrechnung auf *Eichkurven nach vier urfarbigen Valenzen*, wobei sich eine befriedigende Übereinstimmung mit direkt ermittelten solchen ergibt (BRÜCKNER² — vgl. das S. 341 Ausgeführte).

¹ KÖNIG, A. u. DIETERICI: Z. Psychol. u. Physiol. **4**, 241 (1893). — ABNEY, W. de W.: Proc. roy. Soc. Lond. (A) **93**, 259 (1900); **205**, 333 (1905). — HOUSTON: Philosophic. Mag. **38**, 402 (1919) — (mit Dow) ebenda **45**, 169 (1923). — VENABLE, W. M.: Amer. J. Physiol. **5**, 22, 170 (1924). — PFLÜGER, A.: Ann. Physik (4) **9**, 185 (1902). — ENGELKING, E. (Gleichungen $L_{550} + L_{535}$ = Zwischenlichter an anomalen Trichromaten): Klin. Mbl. Augenheilk. **78**, Beil.-H., 209 (1927). — Vgl. auch die kritische Stellungnahme von G. E. MÜLLER (Typen der Farbenblindheit, S. 156ff. Göttingen 1924) zur Eichung des Spektrums mit drei Grundlichtern (L_{630} , L_{550} , L_{475}) für einen Farbensüchtigen, einen Deuteranomen sowie für Prot- und Deuteranopen seitens M. TSCHERNING [Congr. internat. d'ophthalm. Lausanne 1905, B. S. 197 — (mit LARSEN) J. Physiol. et Path. gén. **24**, 475 (1924), — Acta ophthalm. (Köbenh.) **4**, 289 (1927)]. Vg. S. 412, Anm. 1.

² BRÜCKNER, A.: Z. Sinnesphysiol. **58**, 322 (1927).

Erst mit einer Vierzahl von Lichtern wird die Bindung von Farbenton, Sättigung und Nuance in weiterem Umfange gelöst, speziell ist dann die früher nur nebenbei vertretene Farbe in höheren Sättigungsstufen zu erhalten, z. B. bereits „gutes“ Gelb — statt des unsatten aus Spektralrot + (gelblichem) Grün — zu erzielen. Allerdings bedeutet auch die Vierzahl von Lichtern noch nicht allgemein die Möglichkeit, alle überhaupt vorkommenden „Farben“ zu erzeugen, da die Beschränkung bezüglich Sättigung und Nuance damit zwar erheblich gemildert, aber noch nicht allgemein aufgehoben erscheint. Letzteres wird erst erreicht, wenn als passende Lichter vier urfarbige, und zwar einerseits die an Sättigungsdifferenz optimalen drei Kardinallichter des Spektrums, andererseits eine aus dem langwelligen und dem kurzwelligen Spektralende gewonnene relativ gut-gesättigte Urrotmischung gewählt wird. Infolge der Unmöglichkeit, Urrot durch eine homogene Strahlung zu produzieren, gelangen wir somit zur *Forderung von vier oder noch besser fünf Spektrallichtern*, aus denen alle überhaupt vorkommenden Farbentöne, Sättigungsstufen und Nuancen — auch alle im Spektrum gegebenen — produzierbar sind, und zwar zur Forderung von etwa L_{700} bis L_{670} , L_{570} , L_{500} , L_{470} und evtl. noch L_{430} . Die Zugabe des fünften Lichtes L_{430} ist deshalb vorzuziehen, weil durch Mischung von Spektralrot und Urblau bzw. L_{700} und L_{470} die Violettreihe nur in etwas geringerer Sättigung als im Spektrum und Purpur nur in unsatteren Stufen zu erzeugen ist als bei Verwendung von äußerstem Rot und äußerstem Violett. In einer solchen Mannigfaltigkeit erscheint zugleich Weiß gegeben, und zwar sowohl durch entsprechende Mischung von urgelbem und urblauem Spektrallicht wie durch geeignete Kombination von urgrünem Spektrallicht und urroter Binärmischung aus Spektralrot und Spektralviolett. Daß, von der möglichen Weißbeimischung abgesehen, bereits jedem der vier bzw. fünf bezeichneten Spektrallichter eine charakteristische Weißvalenz für ein gegebenes Auge zukommt, gegenüber welcher die farbige Valenz bei den drei Kardinallichtern optimale Größe besitzt, braucht hier nicht nochmals betont zu werden.

Nach dem Gesagten genügen zu einer vollkommenen Eichung des Spektrums durch Gleichsetzung aller einzelnen homogenen Lichter mit einer Mischung *nicht drei* Grundlichter, sondern es bedarf dazu fünf homogener Strahlungen. (Allerdings erfordert schon die Mischung von zwei, ja drei völlig frei gewählten Spektrallichtern, nämlich Urrot aus L_{700} oder L_{670} und L_{430} bzw. Urgrün und Urgelb bzw. Urblau in beliebigem Verhältnis auf der einen Seite zwecks Herstellung einer Gleichung mit den einzelnen Zwischenlichtern besondere technische Maßnahmen.) Natürlich müssen die urfarbigen Eichlichter je nach Individuum erst ermittelt werden, und zwar bei Neutralstimmung; nur dann bewahren sie bei Intensitätsänderung ihren Farbenton, während bei nichtneutraler Stimmung sekundär urfarbig erscheinende Lichter denselben ändern. Eine Festlegung von Eichlichtern ohne Rücksicht auf Individualität mag physikalisch verlockend erscheinen, physiologisch ist sie durchaus unberechtigt und fehlervoll!

Analoges wie für den Farbentüchtigen gilt — wie nur nebenbei bemerkt sei — bezüglich der Gleichungseichung des Spektrums für den Partialfarbenblinden, speziell den Rotgrünblinden. Hier wären die zwei vermutlich den Kardinalpunkten des Farbentüchtigen entsprechenden, durch maximale Sättigung individuell¹ ausgezeichnet befundenen Strahlungen — also etwa L_{570} und L_{470} — vollentsprechend². Nur dabei würde die Mischlinie oder besser Mischstrecke für sämtliche Spektrallichter eine Gerade sein, welche gerade durch den Weiß-

¹ Bei einer solchen individuellen Ermittlung ist allerdings eine ausreichend entwickelte und geübte Unterschiedsempfindlichkeit für Sättigungsstufen erforderlich.

² Den Versuch einer Eichung des Spektrums mit einer Mischung aus „gutem“ Spektralgelb oder „gutem“ Spektralgelb und dem Licht des Neutralpunktes hat zuerst J. C. MAXWELL gemacht [Philosophic. Trans. **150**, 57, spez. 78 (1861)].

schwerpunkt des typischen Farbendreiecks geht. Nicht aber gilt obiges von zwei willkürlich gewählten, zwar physikalisch an Wellenlänge, jedoch nicht in ihrer physiologischen Wirkung charakterisierten Lichtern, wie sie speziell von DONDERS und VAN DER WEIJDE, von KÖNIG sowie von v. KRIES und NAGEL¹ ($L_{670,8} + L_{460,8}$) als *W*- und *K*-Komponente zur Eichung verwandt wurden. Daß dabei zur Vervollkommnung der Gleichung eine abgestufte Beimengung von farblosem Licht (am einfachsten von jener spektralen Strahlung, welche dem Neutralpunkte — um L_{500} — entspricht) zur homogenen Hälfte erforderlich wäre, wurde bereits oben (S. 402, 416) hervorgehoben.

E. Pigmentmischung.

Im Gegensatz zur Lichtermischung bedeutet die Mischung von Pigmenten (zuerst systematisch ausgeführt von TOBIAS MEYER) nicht eine physikalische Addition, sondern eine physikalische Subtraktion von Lichtern. Werden doch hierbei Substanzen, deren jede einzeln das auffallende oder durchfallende Licht in elektiv verschiedener Weise schwächt, reflektiert oder durchläßt, nebeneinander oder hintereinander gestellt. Infolgedessen erfährt das von den Teilchen der einen Substanz zurückgeworfene oder durchgelassene Licht seitens der

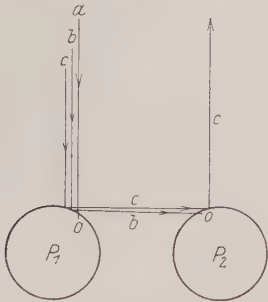


Abb. 157. Schema der physikalischen Lichtsubtraktion farbiger Lichter an Körnern verschiedener Pigmente: P_1 absorbiert von den einfallenden Lichtarten a, b, c die Strahlung a , reflektiert hingegen b und c — P_2 absorbiert hievon b und reflektiert als Reststrahlung c .

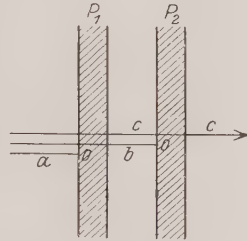


Abb. 158. Schema der physikalischen Subtraktion farbiger Lichter beim Durchtritt durch verschiedene Gläser: P_1 absorbiert von den einfallenden Lichtarten a, b, c die Strahlung a , läßt hingegen durch b und c — P_2 absorbiert hievon b und läßt durch als Reststrahlung c .

Teilchen der anderen Substanz eine weitere wahlweise Schwächung oder Filtration. Es gelangt daher nur das nach zweimaliger Partiarabsorption restierende Licht zur Wirkung auf das Auge, wie dies das Schema von zwei Arten elektiv absorbierender und reflektierender Teilchen (Abb. 157) und das Diagramm der Lichtfiltration durch zwei verschiedene hintereinander geschaltete Farbfilter (Abb. 158) illustriert. Während bei Addition gegenfarbiger Lichter die Subtraktion erst eine physiologische, eine Kompensation gegenfarbiger Reizeffekte ist — also Restvalenzen wirksam sind, erfolgt bei Mischung von Pigmenten bereits eine physikalische Subtraktion, so daß nur bestimmte Reststrahlungen übrigbleiben und zur Einwirkung gelangen, weshalb die Mischung — als sog. „Subtraktionsfarbe“ — in der Regel erheblich dunkler erscheint als jede der beiden Komponenten allein². Angesichts dieses wesentlichen Unterschiedes, der lange verkannt wurde³ und daher um so nachdrücklicher betont werden muß, darf es uns natürlich nicht wundernehmen, daß die Resultate von Pigmentmischung — geschehe sie im auffallenden Lichte an Pulvern oder im durchfallenden Lichte

¹ WEIJDE, VAN DER (unter F. C. DONDERS): Onderzoek. physiol. Labor. Utrecht, 3. R., 7. D. 1 (1982). — KRIES, J. v. u. W. NAGEL: Z. Psychol. u. Physiol. **12**, 1 (1890).

² Vgl. u. a. C. BONACINI: Mem. l'Acad. Sci., L. ed A. di Modena (3) **3** (1901).

³ So selbst von H. HELMHOLTZ noch 1852 (Müllers Arch. Physiol. **1852**, 475) gegenüber seiner späteren richtigen Erklärung (Physiol. Optik, 1. Aufl. S. 274, 305; 3. Aufl., **2**, 103).

mittels Gläsern oder Farbfiltern — und von Lichtermischung recht verschieden sein können; der bekannteste Fall ist die Produktion von Grün aus gelbem und blauem Pigment und die Erzeugung von Farblosigkeit bei Mischung von gelbem und blauem Licht in geeignetem Verhältnis (LAMBERT, PLATEAU, HELMHOLTZ).

Im Zusammenhange damit sei daran erinnert, daß die Reflexionslichter von Pigmenten, aber auch die Durchlaßlichter farbiger Gläser oder Filter trotz des subjektiven Anscheines von Ein- oder höchstens Doppelfarbigkeit und hoher Sättigung doch alle physikalisch mehr oder weniger komplex sind¹. Ihr Spektrum kann evtl. durch Absorptionsbänder geteilt sein wie beim Blut- und Blattfarbstoff, auch unmerkliche verdeckte, mehr weniger gegenfarbige Anteile besitzen — z. B. grünes Nebenlicht neben gelbrotem Hauptlicht, wie beim Blutfarbstoff. (Umgekehrt kann in einem Lichtfilter einigermaßen ungleichmäßige Absorption stattfinden, ohne daß dies subjektiv merklich wäre — so ergibt Hintereinanderschaltung mehrerer Platten eines in dünner Schicht neutralgrau erscheinenden Rauchglases ein purpurnes oder ein gelbgrünes Restlicht; Analoges gilt von der erst in dickerer Schicht hervortretenden grünblauen Eigenfarbe des Wassers².) Auch an die Möglichkeit einer elektiven Lichtabsorption in Prismen und Linsen sei erinnert (vgl. oben S. 330, 376, 381, Anm. 1). Ja, man kann sagen, daß jedes durchsichtige Medium das durchfallende Licht einigermaßen schwächt, und zwar nicht genau gleichmäßig; eine wirklich gleichmäßige Schwächung einer komplexen Strahlung ist demnach durch Lichtfilter kaum möglich. Aus dem Aussehen eines Lichtes, speziell aus dem Farbenton und der Sättigung, ist eben, wie gesagt, keinerlei verlässliche Aussage über die physikalische Beschaffenheit des Lichtes zu machen. So ist aus dem roten Farbentone des Blutfarbstoffes nur allgemein eine Absorption im Grün, aus der gleichzeitigen Gelblichkeit auch eine solche im Blau abzuleiten; ebenso ist aus dem unsatten grünen Eindruck eines Pigmentes auf eine unvollständige Absorption im Bereiche der roten Strahlungen bzw. eine teilweise gleichmäßige Reflexion von Tageslicht zu schließen. Bei Vergleich mit einem tongleichen homogenen Spektrallicht verraten, wie oben (S. 365) erwähnt, auch relativ satte Pigmentlichter im allgemeinen ihre komplexe Natur durch ein Sättigungsmanko. — Auch kann ein Pigment bei Verdünnung einen anderen Farbenton zeigen als im konzentrierten Zustand — eine Folge verschiedener Stärke der Absorption in den einzelnen Spektralgebieten, wobei schließlich ein Teil davon subjektiv unmerklich wird; so erscheint lackfarbig gemachtes Blut in 1¹/₂ cm Schichtdicke bei 400facher Verdünnung eben noch rotgelblich, bei 500—3000facher bereits rein gelblich, bei 4000facher farblos.

Den theoretisch wie praktisch wichtigsten Spezialfall stellt, wie bemerkt, die altbekannte Erzeugung von grüner Farbe durch Mischung von gelbem und blauem Pigment dar. Bei Beleuchtung mit komplexem Licht, z. B. Tageslicht, absorbieren die gelben Teilchen blaue Strahlungen und reflektieren gelbe und grüne (neben roten), von diesen reflektierten Lichtern werden seitens der benachbarten blauen Teilchen hinwiederum die gelben (und roten) Strahlungen absorbiert und nur die grünen neuerlich reflektiert. Von diesem Restieren des grünen

¹ Speziell betont von H. AUBERT: S. 163 (1865). Vgl. auch A. HÜBL: Die photographischen Lichtfilter, 2. Aufl., Halle 1921. — HESS, C.: Methodik, spez. S. 175ff. — Vorzügliche Lichtfilter von relativ enger Durchlässigkeit stellen her SCHOTT, MEISTER-LUCIUS-BRÜNING, WOOD, WRATTEN-WAINWRIGHT. — Nicht unerwähnt sei die Klassifizierung der Pigmente (und zwar solcher mit einer stetig zusammenhängenden Zone bzw. mit einem einzigen Maximum der Absorption) in Mittel- und Mittelfehlpigmente und in Langend- und Kurzendpigmente seitens E. SCHRÖDINGER [Ann. Physik (4) **62**, 603 (1920)].

² Betr. dieser vgl. G. HÜFNER: Arch. Anat. u. Physiol. **1891**, 88 u. a., s. auch A. STEUER: Planktonkunde, spez. S. 84ff. Leipzig-Berlin 1910. — HESS, C.: Z. Biol. **70**, 9 (1919). — OETTINGER E.: Meereskunde, H. 150 (1919). — SHOULIKIN, W.: Physic. Rev. **1923**, 85.

Lichtes infolge von doppelter Reflexion und von dem schließlichen, mehr weniger vollständigen Fehlen der andersfarbigen Strahlungen überzeugt man sich am besten, wenn man drei schmale Streifen mit gelbem, mit blauem Pigment und mit ihrer Mischung bemalt, auf schwarzem Grunde untereinander reiht und durch ein Spektroskop betrachtet. Dieses Verhalten sei unter Hinweis auf obiges Schema (Abb. 157) noch durch Abbildung der drei Spektren (Abb. 159) illustriert:

Analoges gilt von der Hintereinanderschaltung einer gelben und einer blauen Glasplatte (vgl. Abb. 158).

Ehe dieses Verhalten richtig erkannt war, machte die Erfahrung der Malerei betreffs Erzeugung von Grün als sog. Subtraktionsfarbe aus gelbem und blauem Pigment den Eindruck eines scheinbaren Widerspruches mit der Empfindungsanalyse. Ergibt doch diese die Einfachheit, Selbständigkeit und Gleichwertigkeit der Grünempfindung gleich den übrigen Urfarben — im Gegensatz zur „Zusammensetzung“ oder „Mischung“ von Grün aus Gelb und Blau (so bei GOETHE¹).

Es braucht kaum betont zu werden, daß auch die Möglichkeit, alle Farbtöne — durchaus nicht aber alle Sättigungsstufen und Nuancen! — aus drei Pigmenten zu erzeugen, wie dies beim Dreifarbendruck geschieht, eine Scheinökonomie bedeutet, allerdings in anderem Sinne wie dies von der Mischung aller Farbtöne aus drei Lichtern gilt. Bei Verwendung von rotem, gelbem und blauem Pigment ist Grün nicht — wie das Gelb bei Verwendung von gelbrotem, gelbgrünem und violetterem oder blauem Licht zur Mischung — bereits als Empfindungskomponente gegeben, sondern es ist bloß die entsprechende Strahlung seitens des gelben und des blauen Pigments gegeben, ihr Empfindungseffekt jedoch für das einzelne Pigment kompensiert. Erst bei geeigneter Mischung von gelbem und blauem Pigment tritt die entsprechende Strahlung auf Grund physikalischer Lichtsubtraktion isoliert hervor und wird Grünempfindung manifest. — Ein näheres Eingehen auf die praktische Farbenmischungslehre liegt außerhalb des Rahmens dieser Darstellung².

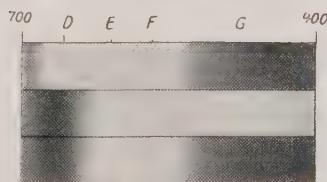


Abb. 159. Schema der spektralen Absorption durch gelbes Pigment, durch blaues Pigment, durch eine Mischung von beiden: Grünerschein der letzteren infolge Restierens von Strahlungen der grünen Spektralregion.

Gelbpigment: + Rotlicht + Gelblicht + Grünlicht Blaulicht
Blaupigment: - Rotlicht - Gelblicht + Grünlicht + Blaulicht
Mischung von Gelb- und Blaupigment: + Grünlicht als Rest
physikalischer Subtraktion.

III. Erregungsablauf im Sehorgan.

(Reaktionsträgheit, Adaptation, Ermüdung, Nachreaktion.)

A. Reaktionsträgheit des Sehorgans.

1. Empfindungszeit und Nutzzeit.

Unser Sehorgan ist durch eine erhebliche Trägheit des Reaktions- und Erregungsablaufes („Inertia retinae“) ausgezeichnet. Es muß ein Lichtreiz nicht bloß eine gewisse, je nach Zustand des Auges und Netzhautregion verschiedene Stärke besitzen, um zu wirken bzw. um „überschwellig“, und zwar über der

¹ GOETHE, W. v.: Farbenlehre. 2 Bde. Tübingen: Cotta 1810, spez. 1, § 801 u. 802. — Noch F. BRENTANO (Unters. z. Sinnesphysiol. 1902, 1 ff., 129 ff.) faßte die Empfindung Grün als zusammengesetzt aus Gelb und Blau auf.

² Speziell verwiesen sei auf K. MAYER: Die Farbenmischungslehre und ihre praktische Anwendung. Berlin 1920. — OSTWALD, W.: Die Farbe, Abt. VIII, Nr 21. Leipzig 1926.

„Intensitätsschwelle“ zu sein, sondern er gelangt auch erst nach einem bestimmten als Latenzstadium, Stadium der latenten Sinnesreizung, latente sensorielle „Empfindungszeit“ (E.Z. = Zeit zwischen Beginn des Reizes und Einsetzen der Empfindung) bezeichneten Intervall zur empfindungsmäßigen Endwirkung, also zum Merkwildwerden¹.

Zur Ermittlung der E.Z. stehen, wie nebenbei bemerkt sei, vier Methoden zur Verfügung². Von diesen liefern das Verfahren nach FRÖHLICH (Beobachtung eines mit einer Winkelgeschwindigkeit von etwa 10° bzw. 60 mm pro Zeitsekunde beiläufig 4–8° neben dem Fixationspunkte hinter dem Rand eines Schirmes hervortretenden, dabei gegen diesen verschoben erscheinenden Spaltes) und jenes nach HAZELHOFF (Beobachtung einer langsam wandernden Fixationsmarke, neben welcher eine feste Dauervergleichsmarke und ein fester Spalt oberhalb der letzteren in Momentexposition dargeboten wird, wobei auf scheinbare Vertikalkoinzidenz der beiden letzteren Eindrücke geprüft wird) absolute Werte, und zwar auf Grund des meßbaren Lokalisationsfehlers. Das dritte, von PULFRICH angegebene, speziell auch von KRONENBERGER benutzte Verfahren ist eine relative Meßmethode und betrifft den Unterschied der E.Z. für Lichtreize verschiedener Stärke oder Wellenlänge, welcher dazu führt, daß in beiden Augen räumlich verschieden gelegene Netzhautstellen zum gleichzeitigen Hervortreten ihrer Eindrücke gelangen und daher ein stereoskopischer Effekt resultiert (vgl. Kap. Raumsinn). Die genannten drei Methoden, welche durchwegs räumliche Momente in sich schließen, liefern übereinstimmende Ergebnisse. Das vierte Verfahren, die sog. Löschreizmethode³ (HELMHOLTZ und BAXT, EXNER, PIÉRON), beruht auf der Auslöschung des Effektes einer vorangehenden schwachen Reizung mit längerer E.Z. durch den einer nachfolgenden starken Reizung mit kürzerer E.Z., also auf einem zeitlichen Moment. Auch dieses Meßverfahren ist ein relatives und betrifft die Differenz der E.Z. bei verschieden starker Reizung. Wählt man den zeitlichen Abstand beider Reizungen so groß, daß beide Eindrücke eben getrennt erscheinen (PIÉRON), so erhält man Zahlen, welche um etwa 30 σ größer sind als die Differenz der nach FRÖHLICH oder HAZELHOFF ermittelten absoluten E.Z.-Werte, was dem Werte für die Verschmelzungsgrenze aufeinanderfolgender Eindrücke entspricht; berücksichtigt man hingegen bereits die bloße Verlängerung des ersten Eindruckes durch die zweite Reizung, also die Vorstufe der Verschmelzung, so ergibt auch die vierte Methode dieselben Resultate wie die drei ersteren (MONJÉ 1927).

Die Größe der E.Z. ist nicht konstant, sondern von einer Reihe von Faktoren abhängig — nämlich von der Intensität, der Geschwindigkeit (d. h. An-

¹ PIÉRON, H.: C. r. Acad. Sci. **172**, 1612 (1920); **176**, 711 (1923); (mit N. KLEITSMANN) **180**, 393, 462 (1925); **188**, 689 (1927) — C. r. Soc. Biol. **85**, 60 (1921); (mit Löschreizmethode) **88**, 689, 736 (1923); **91**, 453 (1924); **92**, 26 (1925) — *Année psychol.* **20**, 17 (1924); **23**, 58 (1925); **26**, 92 (1926). — FRÖHLICH, F. W.: Z. Sinnesphysiol. **54**, 58 (1922); (Methodik) **55**, 1 (1923) — Pflügers Arch. **200**, 392, (1923); **202**, 566 (1924); (Methodik) **208**, 120 (1925); **209**, 562 (1925). — KOVÁCS, A.: Z. Sinnesphysiol. **54**, 161 (1922). — PULFRICH, C.: Die Stereoskopie im Dienste der Photometrie und Pyrometrie. Berlin 1923. — BRAUNSTEIN, E.: Z. Sinnesphysiol. **55**, 165 (1923). — HAZELHOFF, F. F.: De waarnemingstijd. Groningen 1923 — (mit H. WIERSMA): Z. Psychol. **96**, 171 (1924); **97**, 174 (1925); **98**, 366 (1925). — VOGELSANG, K. (unter F. W. FRÖHLICH): Pflügers Arch. **203**, 1 (1924); **206**, 29 (1924); **207**, 117 (1925); **208**, 93 (1925) — Z. Biol. **84**, 487 (1926) — Z. Sinnesphysiol. **58**, 38 (1926) — monographische Darstellung (mit reicher Literatur): Die Empfindungszeit und der zeitliche Verlauf der Empfindungen. Erg. Physiol. **26**, 122–184 (1927). — MONJÉ, M. (unter F. W. FRÖHLICH): Pflügers Arch. **20**, 83, 110 (1925); **209**, 562 (1925) — (mit Löschreizmethode) Z. Biol. **87**, 23 (1927). — BAYER, L. (unter F. W. FRÖHLICH): Ebenda **85**, 299, spez. 308 (1926). — KRONENBERGER, P. (unter F. W. FRÖHLICH): Pflügers Arch. **210**, 355 (1925); **211**, 454 (1926) — Z. Sinnesphysiol. **57**, 255 (1926). — Die „Erkennungszeit“ bzw. der Zeitfaktor der Sehschärfe ist natürlich etwas ganz anderes als die „Empfindungszeit“ und selbst als Maß der Empfindlichkeit der Netzhaut nur bedingt verwendbar; vgl. P. W. COBB: J. of exper. Psychol. **5**, 227 (1922). — ELLIOT, M.: Amer. J. Psychol. **33**, 97 (1922).

² Betr. Methodik der E.Z.-Messung vgl. die Zitate von FRÖHLICH und seinen Schülern, spez. MONJÉ, sowie die Monographie von K. VOGELSANG: Erg. Physiol. **26**, 122, spez. 139 (1927).

³ Die „Löschreizwirkung“ wurde zuerst von H. HELMHOLTZ (Monatsber. Berl. Akad. Wiss. 1871, 333) und N. BAXT [Pflügers Arch. **4**, 325 (1871)] festgestellt, von S. EXNER [ebenda **11**, 403 (1875)], J. MCKEEN CATTEL [Philos. Stud. **3**, 319 (1886)], F. SCHUMANN [Z. pädag. Psychol. **1**, 97 (1899)], E. BECHER [Z. Psychol. u. Physiol. **36**, 16 (1904)], R. STIGLER [Pflügers Arch. **123**, 163 (1908)], W. BAADE [Z. Psychol. u. Physiol. **79**, 68, 97 (1917)] studiert, von U. EBBECKE [Pflügers Arch. **185**, 182 (1920)] als „rückwirkende Hemmung“ charakterisiert.

steigen und Absteigen des Reizes), Dauer und Ausdehnung, sowie von der Wellenlänge bzw. Farbe des Prüflichtes, aber auch von der Netzhautregion, vom jeweiligen Adaptationszustand des Auges sowie von der Individualität. Bei Minimal- oder Schwellenreizen beträgt die dann als maximal bezeichnete E.Z. etwa 150 bis 300 σ oder ms (Millisekunden), ja bis 1000 σ (bei sehr geringer Geschwindigkeit der Bewegung des Reizlichtes). Mit der *Belichtungsstärke* nimmt die E.Z. ab (HELMHOLTZ, BAXT), und zwar umgekehrt zum Logarithmus der Intensität, bis ein Minimalwert von etwa 65 (30–70) bis 130 σ erreicht ist, über welchen hinaus trotz wachsender Reizstärke und trotz weiteren Ansteigens der subjektiven Helligkeit keine weitere Abnahme erfolgt (FRÖHLICH, HAZELHOFF, BAYER, VOGELSANG).

Zwischen dem zeitlichen Verlauf des Lichtreizes, d. h. der Geschwindigkeit, mit welcher sich der Reiz durch das Gesichtsfeld bewegt, und der E.Z. besteht — für das helladaptierte Auge — sowohl für Minimal- wie für Maximalreize eine umgekehrte logarithmische Beziehung — allerdings nur bis zu einer bestimmten oberen Grenze der Geschwindigkeit, welche für Minimalreize relativ tief, für Maximalreize relativ hoch (beispielsweise ersterenfalls bei 40 mm oder 7° Spaltgeschwindigkeit mit E.Z. = 150 σ , anderenfalls bei 250 mm oder 31° Sp.G. mit E.Z. = 40 σ bei Vp. F.) gelegen ist. Jenseits der oberen Grenze hat die Sp.G. keinen Einfluß mehr auf die E.Z., welche somit weiterhin auf einem konstanten Maximal- bzw. Minimalniveau verharrt (VOGELSANG). Es ergibt sich demnach ein charakteristisches Intervall, innerhalb dessen wachsende Sp.G. bei Minimalreizen keinen Einfluß mehr erkennen läßt, wohl aber bei Maximalreizen: liegen die verwendeten Geschwindigkeiten gerade in dieser Größenordnung (also zwischen 40 und 250 mm bzw. 7° und 31° Sp.G.) und die Reizstärken nahe der Schwelle, so ergibt sich der Anschein völliger Unabhängigkeit von Sp.G. und (maximaler) E.Z., wie er in älteren Beobachtungen erhalten wurde (HAZELHOFF, KRONENBERGER; während FRÖHLICH und MONJÉ¹ bei überminimalen Reizstärken und mäßigen Spaltgeschwindigkeiten bereits ein anfangs rascheres, später langsames Abnehmen der E.Z. bei wachsender Sp.G. fanden). Bei allen Geschwindigkeitsstufen ergibt das Produkt aus der Reizschwellenintensität und der aus Spaltbreite und Spaltgeschwindigkeit berechneten Entwicklungszeit des Lichtreizes angenähert denselben Wert (MONJÉ, VOGELSANG²).

Bei gleicher Belichtungsstärke und Spaltgeschwindigkeit sowie möglichst gleichem Zustand verschiedener Beobachter ergeben sich erhebliche *individuelle Differenzen* oder Unterschiede an persönlicher Gleichung von hoher Konstanz (KRONENBERGER); auch in der Abhängigkeit der E.Z. von wechselnder Intensität und Spaltgeschwindigkeit treten dieselben hervor (VOGELSANG², MONJÉ).

Das Verhältnis der unter verschiedenen Bedingungen gemessenen E.Z. zweier Beobachter ist ein recht konstantes³ — beispielsweise für V. : F. immer wieder angenähert 2.

Beispiel: Max.E.Z. bei 52' 349,6 σ F., bei 26' 928,9 σ V.

bei 7° 150 σ F., 300 σ V.

Min.E.Z. bei 31° 35 F., 70 V.

Die relative persönliche Gleichung ist im allgemeinen recht konstant und charakteristisch, kann aber mit dem Adaptationszustand umschlagen, so daß ein im Hellzustand rasch reagierender Beobachter im Dunkelzustand langsam

¹ FRÖHLICH, F. W. [Z. Sinnesphysiol. **55**, 1 (1923)]. — MONJÉ, M. (Zitiert auf S. 422, 1925).

² Proportionalitätssatz von A. M. BLOCH [C. r. Soc. Biol. **2**, 493 (1885) — Rev. scient. **39**, 585 (1897)] und A. CHARENTIER [Arch. d'Ophtalm. **10**, 110 (1890)], bestätigt von M. MONJÉ [Pflügers Arch. **209**, 562 (1925)] und K. VOGELSANG [Z. Biol. **84**, 487 (1926)].

³ VOGELSANG, K.: Erg. Physiol. **26**, 122, spez. 145 (1927).

reagierend werden kann (Fall MONJÉ — im H.Z. gilt die Relation Mo.:F. = 1:1, im D.Z. hingegen 1,37:1).

Die *Ausdehnung des Lichtreizes* bzw. die Länge des bewegten Lichtspaltes ist für die Größe der Min.E.Z., nicht aber für jene der Max.E.Z. von Bedeutung, indem größere Ausdehnung kürzere Min.E.Z. bedingt (FRÖHLICH). Jedoch hat die Ausdehnung des Reizes lange nicht den Einfluß wie der zeitliche Verlauf (VOGELSANG). — Zwischen Belichtungsdauer und E.Z. ergibt sich wieder eine logarithmische Beziehung, deren Konstanten jedoch von der Lichtstärke abhängig sind. Bei Wechsel von Lichtstärke und der Spaltgeschwindigkeit ergibt sich für die *Belichtungsdauer*, bei welcher die jeweils minimale E.Z. besteht, derselbe Wert von 13–16 σ , welcher einen Zusammenhang mit der Chronaxie des Auges vermuten läßt (vgl. unten S. 431). — Nach der *Netzhautregion* ergeben sich bestimmte Differenzen (PIÉRON, VOGELSANG); speziell ist die E.Z. im direkten Sehen deutlich größer als im indirekten, besonders bei Dunkeladaptation. Dementsprechend erscheint das Bild (ebenso die Nachbilder, vgl. S. 470, 476) eines vor dem Auge vorbeibewegten Streifens zentral eingebuchtet (MAXWELL, HESS, FRÖHLICH).

Von wesentlicher Bedeutung für die E.Z. ist der *Adaptationszustand* des Auges, speziell im Zusammenhang mit der Wellenlänge bzw. Farbe des Reizlichtes. Während sich — wenigstens bei bestimmten Personen — bei verschiedenen Stufen ausgesprochener Helladaptation und bei vorgeschrittener oder vollendeter Dunkeladaptation angenähert dieselben, für den Beobachter charakteristischen Maximal-E.-Zeiten (KRONENBERGER) und Minimal-E.-Zeiten (VOGELSANG) — beispielsweise für Fröhlich bei H.A. 154–165 σ und 35–70 σ , bei D.A. 154,5 und 67,7 σ — ergeben, erfolgt in der ersten Zeit nach Lichtabschluß eine deutliche vorübergehende Veränderung der E.Z. Es tritt nämlich zunächst eine beträchtliche Abnahme der E.Z. ein (Phase der vorkritischen Abnahme), dann aber ein Ansteigen (sog. *kritisches Stadium* — KOVÁCS), wobei etwa der für Minimalreizung des Hellauges geltende Wert erreicht wird, endlich ein zunächst rascher, dann langsamer sekundärer Abfall (Phase der nachkritischen Abnahme), der nach etwa 45' ein weiterhin konstant bleibendes Niveau erreicht, welches entweder, wie oben erwähnt, dem Anfangswert entspricht oder aber darunter liegt (so bei KOVÁCS). Das Maximum des kritischen Stadiums wird bei rotem Licht später erreicht (z. B. im indirekten Sehen in 10' 57'' gegenüber 6' 50'' [4'–8'] bei weißem, 3' 45'' bei blauem Licht — absolute Werte stark abhängig von der Spaltgeschwindigkeit!). Die vorkritische Abnahme der E.Z. tritt für rotes Licht deutlicher hervor, indem dabei erheblich kleinere Werte erreicht werden, als es die Endwerte für dasselbe rote Licht nach längerer Dunkeladaptation sind. Die Endwerte der E.Z. nach längerer Dunkeladaptation sind für kurzwelliges Licht niedriger als für langwelliges von gleicher Helligkeit; die Max.E.Z. wie die Min.E.Z. wird bei ersterem bei weit geringeren N.K.-Werten erreicht als bei letzterem (VOGELSANG). Jenes zunächst im indirekten Sehen festgestellte Verhalten (KOVÁCS) gilt im wesentlichen auch in der Fovea, wenn es auch hier — wie die Dunkeladaptation überhaupt — später einsetzt und geringeren Umfang zeigt (z. B. Maximum des kritischen Stadiums foveal in 18' 30'' für rotes Licht, in 9' für blaues — VOGELSANG). Im Prinzip ergibt sich somit keine Berechtigung, den Reagenten des dunkeladaptierten Auges, dem sog. Dämmerungsapparate, größere Trägheit zuzuschreiben als jenen des Hellauges, und eine quantitative Sonderstellung der Fovea zu vertreten (VOGELSANG — vgl. S. 325). Andererseits zeigen sich Unterschiede zwischen Hell- und Dunkelauge bezüglich des Einflusses der Belichtungsstärke und der Wellenlänge oder Farbe auf die E.Z. (vgl. Abb. 160a u. b). Im Hellzustande wird die maximale E.Z.

für gemischtes farbloses Licht bei geringerer „Intensität“ — in N.K. nach Helligkeitsgleichheit charakterisiert, nicht nach Energiegrößen des Reizlichtes selbst gemessen! — früher erreicht als für blaues oder gar rotes Licht.

Die Werte, welche sich für die Veränderungen der E.Z. (und E.D.) bei Dunkeladaptation, speziell für die Lage des kritischen Stadiums ermitteln lassen, sind deutlich abhängig von der verwendeten Spaltgeschwindigkeit, wenig von der Intensität und Dauer des Reizes. Mit der Spaltgeschwindigkeit nehmen nämlich alle Werte zunächst ab, wenn auch nach Individualität deutlich verschieden (Beispiel: Endwert der E.Z. $85,5\sigma$ und Lage des kr. St. $7'30''$ bei 7° Sp.G. — $44,7\sigma$ und $3'56''$ bei 20° Sp.G. für F. bei MONJÉ 1925).

Mit wachsender *Belichtungsstärke* (ausgedrückt in dem Helligkeits-Äquivalenzmaß von N.K.) nimmt, wie gesagt, die E.Z. ab vom Maximalwert an gerechnet, und zwar umgekehrt proportional dem Logarithmus der Reizintensität — bis zum Umknicken in das konstante Niveau der Min.E.Z. Je nach der Art, Wellenlänge bzw. Farbe des Lichtes kommt der logarithmischen Beziehung eine verschiedene Konstante zu. Bei Auftragen der Logarithmen der Lichtstärke als

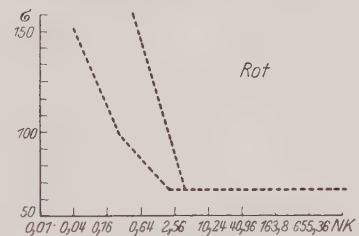
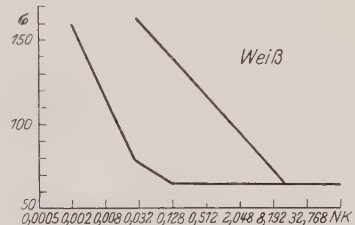
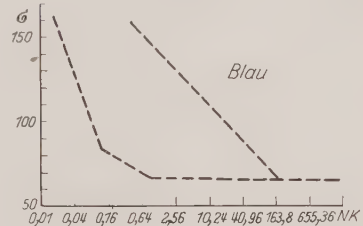
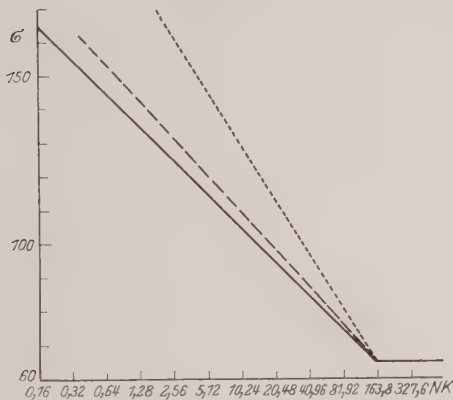


Abb. 160 a u. b. Abhängigkeit der Empfindungszeit (E.Z.) von der Intensität und von der Farbe des Reizlichtes am hell- und am dunkeladaptierten Auge bzw. bei Tagessehen (a) und bei Dämmerungssehen (b). (Nach VOGELSANG.)

Abzissen wird die entsprechende logarithmische Kurve zu einer Geraden, deren Ordinaten die E.Z.-Werte bei verschiedener Belichtungsstärke bezeichnen (vgl. Abb. 160). (Dieses Verhalten der E.Z. findet in jenem der Gipfelzeit eine bedeutende Analogie — vgl. unten S. 429.) — Je nach der Zustandslage des Auges ergeben sich charakteristische Verschiedenheiten. Im *Helladaptationszustand* zeigt sich insofern ein *spezifischer Einfluß des Charakters* (Wellenlänge, Mischung) *des Reizlichtes*, als der Neigungsgrad dieser Geraden von der der bereits farbigen Reizschwelle entsprechenden Max.E.Z. bis zum Umknicken in das konstantbleibende Niveau der Min.E.Z. verschieden ausfällt; und zwar ist das Gefälle für rotes Licht am steilsten, für blaues erheblich weniger steil, für gemischtes weißes am wenigsten steil (BAYER). Auch im *Dunkeladaptationszustand* erfolgt der bei der oben charakterisierten Darstellungsweise geradlinige Abfall für verschiedenartige Strahlungen mit *spezifisch etwas verschiedenem Gefälle* (kurzwellig > langwellig), obwohl dieselben durchwegs — so auch langwelliges Licht —

zunächst, d. h. von der allgemeinen Schwelle bis herauf zu der spezifischen Farbschwelle, farblos erscheinen. Dasselbst ergibt sich für alle Lichtarten, auch für gemischtes weißes Licht, ein erster Knickpunkt, darüber hinaus erfolgt wieder logarithmischer bzw. scheinbar geradliniger Abfall in stark verschiedener Steilheit (rot > blau > weiß) bis zu einem zweiten Knickpunkt, bei welchem der Übergang in das konstante Niveau der minimalen E.Z. erreicht wird (VOGELSANG — vgl. Abb. 160).

Andererseits besteht anscheinend¹ kein spezifischer Einfluß der Wellenlänge oder Farbe auf die definitiven Werte der maximalen wie der minimalen E.Z., und zwar weder für das Hell- noch für das Dunkelauge, d. h. es werden bei zwar verschiedenen Intensitäts- bzw. Helligkeitsstufen doch wesentlich die gleichen Werte an Min.E.Z. und Max.E.Z. erreicht, obwohl das H.A. farbig, das D.A. bei Minimalreizung durchweg farblos empfindet — wie folgende Tabelle (nach BAYER und nach VOGELSANG — unter FRÖHLICH) zeigt. (Über den Einfluß vorübergehender bezüglichlicher Unterschiede auf das Phänomen der sog. flatternden Herzen vgl. unten S. 471.)

Lichtart:	A. Bei mäßiger Hell-(Deckenlampen-)adaptation nach BAYER					B. Bei (40') Dunkeladaptation nach VOGELSANG				
	Bel. Int. N.K.	Min.E.Z. ms (σ)	Bel. Int. N.K.	Max.E.Z. ms (σ)	Beob.	Bel. Int. N.K.	Min.E.Z. ms (σ)	Bel. Int. N.K.	Max.E.Z. ms (σ)	Beob.
Weißes	9,6	64,6	0,009	167,9	F.	0,121	67,3	0,0024	154,5	F.
gemischtes	9,6	66,8	0,009	165,5	B.	0,121	132,4	0,0019	301,8	V.
Licht						(0,482)	(131,2)			
rotes	369	63,7	0,4	171,6	F.	2,360	67,3	0,043	161,5	F.
Filterlicht						(59,600)	(69,8)			
	369	58,7	0,4	170,9	B.	14,900	119,8	0,028	312,2	V.
blaues	161,7	64,9	0,38	161,5	F.	0,750	67,7	0,0175	162,1	F.
Filterlicht	161,7	65,8	0,38	165,6	B.	1,550	129,7	0,0205	315,3	V.
						(9,000)	(125,5)			

Ein wesentlicher Einfluß der Aufmerksamkeit auf die E.Z. besteht nicht (MONJÉ, VOGELSANG); Übung führt in relativ kurzer Zeit zu konstantbleibenden Werten, Ermüdung scheint die E.Z. (wie die E.D.) zu verlängern.

Zum Erkennen von Farbigkeit² ist eine größere Expositionszeit erforderlich — ebenso wie hiefür die Raum- oder Flächenschwelle und (bei Dunkeladaptation) auch die Intensitätsschwelle höher gelegen ist als für den farblosen Eindruck (vgl. oben S. 355 bzw. 324). Für die *spezifische Farben-Zeitschwelle* wird eine Senkung bei Dunkeladaptation angegeben, welche allerdings nur für rotes Licht deutlich ist, für andere Lichter nur in den ersten Minuten des Lichtabschlusses besteht (VOGELSANG). Die erste Spur von Farbigkeit wird, wie erwähnt, merklich — und zwar während des Anklingens — bei jenen Beleuchtungsintensitäten, welche dem Knickpunkt in der Abhängigkeitslinie der E.Z. entsprechen, also für rotes Licht früher wie für blaues (VOGELSANG).

¹ Zunächst glaubte F. W. FRÖHLICH [Pflügers Arch. **200**, 292 (1923)] einen solchen feststellen zu können, besonders bei geringen Belichtungsintensitäten; auch fand er die E.Z. für ungesättigte Reizlichter zwischen den E.Z. ihrer farbigen und farblosen Komponente gelegen. Zumischen farblosen Lichtes zu farbigem ergebe eine Lage der E.Z. zwischen den E.Zn. der beiden Komponenten hingegen sei die E.Z. für die farblose Mischung komplementärer Lichter kürzer als die E.Zn. für die beiden Komponenten.

² Angaben über Verschiedenheit der Erkennungsreaktionszeit für Lichter differenter Wellenlänge s. bei M. ELLIOT: Amer. J. Psychol. **33**, 97 (1922).

Die Größe der jeweiligen E.Z. kommt auch in den Werten der Reaktionszeit (R.Z.) zum Ausdruck¹, welche sich aus der E.Z. und dem motorischen Anteil zusammensetzt (beispielsweise für Vp. F. R.Z. = 185 σ = 33 E.Z. + 152 mot. A., für Vp. V. R.Z. = 239 σ = 72 E.Z. + 167 mot. A.).

Für die Dauer der primären Empfindung (E.D.) wurden — nach „Momentreiz“ — Werte von 10–300 σ erhalten (FRÖHLICH, MONJÉ). Sie ist abhängig vom Adaptationszustande, von der Stärke und Dauer des Lichtreizes, anscheinend auch von der Farbe bzw. Wellenlänge und der Sättigung, deutlich auch abhängig von der Netzhautregion.

Bei helladaptiertem Auge nimmt die E.D. mit wachsender Reizstärke ab (für Rot weniger als für Blau), und zwar angenähert im umgekehrten Verhältnis zum Logarithmus der Intensität (Gesetz nach FERRY-PORTER²: $E.D. = \frac{1}{K \cdot \log J}$), so daß bei graphischer Darstellung und Auftragung der Logarithmen als Abszissen wieder eine Gerade von charakteristischer Steilheit resultiert. Bei Schwellenreizen ergibt sich eine maximale, oberhalb einer gewissen Belichtungsintensität eine minimale E.D. mit charakteristischen Unterschieden je nach der verwendeten Lichtart (Rot > Weiß > Blau — FRÖHLICH, BAYER³, während KRONENBERGER und VOGELANG bei Minimalreizen gleiche Größenordnung fanden):

Lichtart	Max. E.D. ms (σ)	Min E.D. ms (σ)	Beob.
Weiß	144,1	42,1	F.
	151,1	43,7	B.
Rot	83,4	51,7	F.
	83,8	51,3	B.
Blau	114,4	31,7	F.
	120,6	32,6	B.

Dunkeladaptation verlängert die E.D. zunächst durchwegs beträchtlich, und zwar bis zu einem extrafoveal nach 6–10', intrafoveal erst nach 20' erreichtem und beträchtlich geringerem Maximalwert⁴. Wenigstens in der Fovea erfolgt jedoch bei längerer Dauer des Lichtabschlusses — jenseits des kritischen Stadiums bzw. bei starker Steigerung der Helligkeit der Empfindung — wieder eine Ab-

¹ VOGELANG, K.: Astron. Nachr. **227**, 107 (1906) — Z. Biol. **84**, 487 (1926) — Erg. Physiol. **26**, 122, spez. 133, 145, 178 (1927) (mit reicher einschlägiger Literatur, auch von astronomischer Seite). — WIRTH W.: Kapitel: Reaktionszeiten. Dies. Handbuch **10**, 525–599 (1928). — Betr. Abhängigkeit der R.Z. von der Geschwindigkeit des bewegten Lichtreizes vgl. F. GÜNTHER: Wundts Psychol. Stud. **7**, 229 (1911); ferner: VAN DE SANDE BAKHUYZEN: Arch. néerl. sc. exp. et nat. **6**, 727 (1901). — PIÉRON, H. (unter Aufstellung

der Formel für die Reaktionszeit auf Erscheinen eines Lichtreizes $t = \frac{a}{i} + k$, worin a die Differenz von Minimal- und Maximal-Reaktionszeit und k die Minimalreaktionszeit, i die Stärke des Lichtreizes bedeutet, welcher Formel auch die Werte von BAKHUYZEN entsprechen): Année psychol. **27**, 207 (1927) — (unter Zutreffendfinden derselben Formel, welche der der G. WEISSSEN Hyperbelformel für die Beziehung von Reizzeit-Reizstärke [vgl. unten S. 429, Anm. 3] nahesteht, für die R.Z. auf Verschwinden eines Lichtreizes) C. r. Soc. Biol. **97**, 1147 (1927).

² NICHOLS, E. L.: Sill. J. **28** (1884). — FERRY: Ebenda (3) **44**, 193 (1892). — PORTER, T. C.: Proc. roy. Soc. Lond. **63**, 347 (1898); **70**, 313 (1902). — ALLEN, FRANK: Physic. Rev. **11**, 257 (1900); **28**, 45 (1908); **38**, 55, 81 (1919) — Amer. J. physiol. Opt. **1**, 95 (1920). Zit. nach J. H. PARSONS: Colour vision, 2. ed., p. 112, 244 (1924). — Für die „Sichtbarkeitsdauer eines Lichtreizes“ hat A. CHARPENTIER sowie H. PIÉRON [Arch. néerl. Physiol. **7**, 199 (1922)] in der Peripherie Abnahme mit der Quadratwurzel aus der Lichtstärke angegeben, im Zentrum Abnahme etwa mit der vierten Wurzel.

³ Vgl. auch F. W. FRÖHLICHs Beobachtungen über die E.D. von Lichtgemischen, welche bei Verwendung von an E.D. stark differierenden Komponenten eine Mittelstellung aufweist [Pflügers Arch. **200**, 392 (1923)].

⁴ Nach F. ALLEN (zitiert Anm. 2) wird das Maximum der Verlängerung der E.D. durch Dunkeladaptation für alle Lichtarten bereits nach 5 Minuten erreicht, und zwar erheblichere Verlängerung für blaues als für gelbes Licht.

nahme, so daß die Anfangs- und die Endwerte nahezu die gleiche Größenordnung aufweisen. Für langwellige Lichter wird auch in der Fovea das temporäre Maximum der E.D. beträchtlich später erreicht als für kurzwellige Lichter (KOVÁCS, VOGELSANG).

Lichtart:	Rot		Blau	
	Bel. Int. in N.K.	E.D. σ	Bel. Int. in N.K.	E.D. σ
	0,035	180,9	0,0065	176,2
	0,190	159,9	0,145	88,8
	2,360	112,8	1,550	91,8

Auch bei dunkeladaptiertem Auge nimmt die E.D. mit wachsender Reizstärke ab; bei Maximalreizen ist sie für rotes Licht größer als für blaues, wofür nebenstehendes Beispiel gegeben sei (nach VOGELSANG):

Innerhalb des farblosen Intervalls — auch für rotes Licht — nimmt die E.D. mit wachsender Intensität zu, darüber hinaus jedoch ab (VOGELSANG). — Bei größerer Spaltgeschwindigkeit ist die E.D. für mittelstarke Reize — entsprechend der kürzeren Belichtungsdauer — kleiner, die Steilheit des Helligkeitsanstieges größer (FRÖHLICH). — Zwischen den adaptativen Veränderungen der Reizschwelle und des zeitlichen Verlaufes der Gesichtsempfindung ergibt sich eine enge Abhängigkeit, und zwar auch innerhalb der Fovea (VOGELSANG). Die E.D. ist im Netzhautzentrum deutlich größer als im indirekten Sehen (HELMHOLTZ¹, HESS). — In der E.D. (damit parallelgehend in der E.Z. wie im Adaptationsverlauf) ergeben sich typische individuelle Unterschiede von hoher Konstanz (KRONENBERGER, VOGELSANG — bei V. etwa das 1,6fache wie bei F.).

Die Messung der Zeit, oberhalb welcher ein auf den ersten „Momentreiz“ folgender zweiter „Momentreiz“ von gleicher Stärke eine merkliche Erhellung bewirkt bzw. getrennt wahrgenommen wird, hat — in Abhängigkeit von der Feldgröße (Optimum bei 3,36°) und bei bestimmter Intensität — nebenstehende Werte ergeben (HARDY²):

Lichtart	foveal σ	38° exzentrisch σ
677,6	20,9	109
531	17,9	33,9
463,1	34,6	33,9

Der Lichtreiz muß auch eine bestimmte Maximalzeit anhalten, also eine charakteristische *Zeitschwelle* überschreiten, um die volle Wirkung zu erreichen. So erscheint ein bei Dauerexposition weißes Licht bei Momentdarbietung weit dunkler³, da die Belichtung abgebrochen wurde, ehe die Erregung ihr Maximum erreicht hat. Jene Dauer der Belichtung, bei welcher die größte Helligkeit des Eindrucks erreicht wird, hat die Bezeichnung Maximalzeit (F. EXNER) oder maximale Präsentationszeit erhalten. Identisch damit ist die „Nutzzeit“ (N.Z. — GILDEMEISTER⁴) als die Reizdauer, über welche hinaus ein Anhalten des Reizes ohne Wirkung mehr auf den Reizeffekt ist. Bei schwelennahen Reizen ergibt sich eine solche von etwa 125 σ ; Verlängerung der Einwirkungsdauer darüber hinaus ergibt keine Verminderung der Schwellenintensität. Bei über-

¹ HELMHOLTZ, H. v.: *Physiol. Optik*, 1. Aufl. S. 421; 3. Aufl., 2, 256.

² HARDY, A. C.: *Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A.* 6, 221 (1920). — Vgl. auch McDougalls Beobachtung [*Brit. J. Psychol.* 1 (1904)], daß die rote Hälfte eines auf einer schwarzen Scheibe angebrachten Radius beim Rotieren gegenüber der blauen Hälfte um etwa 56 σ voranzueilen scheint. Siehe auch S. 395, Anm. 2.

³ Zuerst von A. FICK [*Arch. (Anat. u.) Physiol.* 1863, 739; 1864, 763 — Hermanns Handb. d. *Physiol.* 3 (1), 211 (1879)] beobachtet. — Umgekehrt fällt bei starker Belichtung das Augenblicksbild heller aus als das Zeitbild, weil hier die Belichtung abgebrochen wird, ehe die rascher gipfelnde starke Erregung bereits absinkt [U. EBBECKE: *Pflügers Arch.* 185, 181 (1920)]. Vgl. auch H. PIÉRON u. N. KLEITSMANN: *C. r. Acad. Sci.* 180, 393 (1925) — *C. r. Soc. Biol.* 92, 26 (1925). H. AUBERTS Messungen, welche die Nutzzeit betreffen, ergaben bei mäßiger Reizstärke Werte von 100–125 σ (1865, S. 353).

⁴ GILDEMEISTER, M.: *Pflügers Arch.* 101, 203 (1904); 124, 447 (1908); 131, 199, 601 (1910); 140, 609 (1911) — *Z. Biol.* 62, 358 (1914) — *Z. Psychol. u. Physiol.* 48, 256 (1914).

schwelligen Reizen steht die Nutzzeit im umgekehrten Verhältnis zur Reizstärke. Innerhalb der Zeitgrenzen 1,73—51,8 σ (BLOCH¹) bzw. 2—125 σ (CHARPENTIER²) wurde das Produkt aus Intensität $\times$ Einwirkungsdauer oder Expositionszeit konstant befunden³ ($i \cdot t = k$). Dies bedeutet eine hyperbolische Beziehung oder die Forderung eines bestimmten Lichtquantums von rund 5,6 Meterkerzensekunden⁴. Dabei entspricht 125 σ der Nutzzeit für die Schwellenreizstärke; die letztere muß also bis auf das 62,5fache gesteigert werden, um den anderen Grenzwert 2 σ zu ergeben. Andererseits wird die Helligkeit der Empfindung als in logarithmischer Beziehung zur Dauer sowie zur Intensität und Flächenausdehnung der Belichtung stehend betrachtet (EXNER). Für eine Serie unterschwelliger Lichtreize ergibt sich eine latente Addition der Wirkungen.

Für die *Gipfelzeit*, d. h. die Zeitdauer, innerhalb welcher die Erregung bzw. Empfindung, vom Reizbeginn ab gerechnet, bis zum Maximum ansteigt, sind analoge Beziehungen zu erwarten wie für die Nutzzeit, ohne daß N.Z. und G.Z. einfach gleich anzusetzen wären, da die G.Z. im allgemeinen nicht unmerklich länger sein dürfte. Parallel der E.Z. — mit welcher natürlich eine enge Beziehung besteht — variiert die G.Z. invers mit der Reizstärke, und zwar angenähert arithmetisch bei deren geometrischem Wachsen — sinkt beispielsweise

¹ BLOCH, A. M.: C. r. Soc. Biol. **2**, 493 (1885) — Rev. scient. **39**, 585 (1887).

² CHARPENTIER, A.: Arch. d'Ophtalm. **10**, 110 (1890).

³ Man vergleiche damit die Formeln der allgemeinen Reizlehre für die Beziehung: Reizzeit $\cdot$ Reizstärke, die sog. Reizzeit-Spannungskurven nach BUNSEN-ROSCOE (Hyperbelformel $i \cdot t = k$ — wie oben!), nach ENGELMANN, G. WEISS [Hyperbelformel $V = \frac{a}{t} + b$

bzw. $V = a + b \cdot t$, worin V = Reizstärke, b = Grundschwelle für $t = \infty$ — Arch. ital. de Biol. **35** (1901)], HOORWEG [Exponentialkurve, und zwar allgemeine Erregungsformel $E = a \cdot i e^{-\beta t}$ — verbessert zu $(i - m) = \alpha (1 - e^{-\beta t})$ und $\eta = \alpha / i e^{-\beta t} dt$, worin α = Proportionalitätsfaktor der Empfindungszeit, β = Extinktionskoeffizient der Erregung, m = Schwellenintensität — Pflügers Arch. **85**, 114 (1901); **133**, 161 (1910)], M. VERWORN (logarithmische Kurve), SCHWARZSCHILD ($i \cdot t^{1/n} = k$), NERNST und BARAT [Quadratwurzel-formel: $i \sqrt{t} = k$ — Pflügers Arch. **122**, 275 (1908)]. Die Notwendigkeit der Einführung einer charakteristischen Zeitkonstante („physiologische Zeit“ oder „Kennzeit“, welche von der Kapazität des gereizten Gebildes abhängt) in solche Formeln hat U. EBBECKE dargetan

[Pflügers Arch. **216**, 448 (1927)]. Er gelangt zur verbesserten Formel $V = k \left(\frac{1}{C_A} + \frac{1}{C_B} \right)$, worin C_A die Kapazität des Reizkondensators, C_B jene des gereizten Kondensators, V die Menge des Reizstromes bzw. die Reizintensität bedeutet. Für sehr kleine Kapazitäten, also sehr kurze Stromstöße, fällt das zweite Glied der obigen Formel weg und es gilt angenähert das Strommengengesetz $V \cdot C_A = \text{const}$; für einen mittleren Bereich in der Nachbarschaft des Energieminimums (d. h. bei der doppelten Grundschwelle, wobei $C_A = C_B$ somit $V \cdot C_A = 2k$ und $V^2 \cdot C_A$ ein Minimum ist) gilt hingegen das Quadratwurzelgesetz $V \sqrt{C_A}$ oder $V^2 \cdot C_A = \text{const}$. Vgl. dazu P. FRÖSCHL: Naturwiss. Wschr. **24**, 217 (1919). — LAQUÉUR, E. ($i \cdot t = k$, jedoch unter Einflußnahme der Größe der Reizfläche):

Schr. physik.-med. Ges. Königsberg **49**, 416 (1909) — M. GILDEMEISTER ($Q = a + \frac{b_p}{W}$, worin p = Selbstinduktionskoeffizient bei Reizung mit Induktionsstößen): Pflügers Arch. **131**, 618 (1910). — BLONDEL u. REY (für Gültigkeit der WEISSschen Formel für den Lichtsinn). — PRÉRON, H. (mit dem Befunde relativ geringerer Energiemengen bei kurzer, relativ größerer bei langer Dauer). — LEVI, M. (für Ergänzung der WEISSschen Formel durch weitere Glieder, nämlich $Q = a + b t - c t^2 + d t^3$ — verschieden je nach Wellenlänge): Atti Accad. Lincei **2**, 74 (1925). — BRÜCKE, E. TH. v. (Zurückführung von Knickstellen oder Absätzen in der Reizzeit-Spannungskurve auf Zusammensetzung des geprüften Systems aus mehreren verschiedenartigen Komponenten, beispielsweise eines Nervenstammes aus verschiedenartigen Fasern): Vers. dtsch. physiol. Ges. 1927. — BROEMSER, Ph.: Kapitel: Erregbarkeit. Dies. Handb. **1**, 277—321 (1927).

⁴ Speziell ausgeführt von S. HECHT: J. gen. Physiol. **2**, 229, 337 (1920). — COBB, W. P. [J. of exper. Psychol. **8**, 77 (1925)] tritt hingegen für eine logarithmische Beziehung von Lichtstärke und reziproem Wert der Zeitschwellen ein.

von 287 σ auf 151 σ bei Wachsen der Reizstärke auf das 8fache, und beträgt bei geringer Intensität etwa 186 σ (E. v. BRÜCKE), bei mittlerer etwa 150 (S. EXNER¹). Es gilt also das Gesetz, daß der primäre Anteil der Gesichtsempfindung um so kürzer dauert, je stärker der Lichtreiz ist (A. FICK, S. EXNER, BERGER, BÜCHNER, MARTIUS, BROCA und SULZER, STIGLER²). Diese Beziehung wird in die Formel gekleidet: Anstiegsgeschwindigkeit $V = \frac{1}{G.Z.} = a \cdot \log R + k$ (EXNER, PIÉRON und KLEITSMANN), worin R die Reizintensität, a und k Konstanten bedeuten, welche je nach Wellenlänge bzw. Farbe des Lichtes verschieden sind (KUNKEL³, DÜRR, PIÉRON und KLEITSMANN⁴). Damit ist eine bedeutsame Analogie gegeben zur indirekten logarithmischen Abhängigkeit der E.Z. von der Lichtintensität (vgl. oben S. 425). — Entsprechend der zweifellos umgekehrten Beziehung von G.Z. und R wird eine Ungleichheit zweier Felder an Helligkeit viel genauer erkannt bei kurzdauernder Beobachtung als bei längerer Präsentation; darauf beruht die chronophotometrische Methode, mit welcher sich die Fehlerbreite auf 0,5% und darunter herabsetzen läßt (STIGLER). Bewegt man vor dem Auge einen farblosen Streifen (von etwa 15 cm Länge, 3–6 mm Breite mit einer Geschwindigkeit von 10–25 cm in etwa 50 cm Abstand), dessen eine Hälfte heller, dessen andere Hälfte dunkler grau ist, auf schwarzem Grunde, so erfolgt das Anklingen für die hellere Hälfte deutlich rascher, für die dunklere mit charakteristischer Verzögerung (HESS, IVES⁵).

Für farbige Eindrücke wird von manchen eine längere Gipfel- bzw. Maximalzeit angegeben als für farblose. Eine spezifische Abhängigkeit der Gipfelzeit von der Wellenlänge des Reizlichtes bzw. von der Farbe des Reizeffektes ist jedoch schon nach dem oben geschilderten Verhalten der E.Z. nicht wahrscheinlich, vielmehr erscheint eine bloße Abhängigkeit von der subjektiven Helligkeit

¹ BRÜCKE, E. v.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **49**, 26 (1864). — EXNER, S.: Ebenda II **58**, 601 (1868); vgl. auch III **65**, 59 (1872) — Pflügers Arch. **103**, 107 (1904).

² FICK, A.: Arch. Anat. u. Physiol. 1863, 739. — EXNER, S.: Zitiert Anm. 1. — KUNKEL, A.: Pflügers Arch. **9**, 197 (1874). — BERGER, G. O.: Wundts Philos. Stud. **3**, 63 (1886). — CHARPENTIER, A.: Arch. d'Ophthalm. **10** (1890). — PETRÉN, K.: Skand. Arch. Physiol. (Bert. u. Lpz.) **4**, 421 (1893). — FERRY, E. S.: Sill. J. of Sci. (3) **44**, 192 (1892). — MARTIUS, G.: Beitr. Psychol. u. Philos. **1** (3), 275, 346 (Leipzig 1896). — DÜRR, E.: Wundts Philos. Stud. **18**, 215 (1903). — BROCA, A. u. D. SULZER: J. Physiol. et Path. gén. **6**, 55 (1904) — C. r. Acad. Sci. **136**, 977, 1046 (1903). [vgl. dazu E. HAAS: C. r. Soc. Biol. **176**, 188 (1923)]. — McDOUGALL, W.: J. of Psychol. **1**, 78, 151 (1904). — HESS, C.: Pflügers Arch. **101**, 226 (1904); **107**, 290 (1905). — WATT, H. J.: Ebenda **107**, 531 (1905). — BÜCHNER, M.: Wundts Psychol. Stud. **2**, 1 (1906). — BERLINER, B.: Ebenda **3**, 91 (1908). — STIGLER, R.: Pflügers Arch. **123**, 163 (1908) — Zbl. Physiol. **24**, 382 (1910) — Z. Sinnesphysiol. **44**, 62, 116 (1918) — Pflügers Arch. **171**, 296 (1918). — ZAHN, A.: Z. Sinnesphysiol. **46**, 287 (1919). — BILLS, M. A.: Psychologic. Monogr. (Nr 127) **28**, 5 (1920). — FRÖHLICH, F. W.: Grundzüge einer Lehre vom Licht- und Farbensinn. Jena 1921 — Z. Sinnesphysiol. **53**, 58 (1921). — PULFRICH, C.: Naturwiss. **10**, 553, spez. 571 (1922) — Pflügers Arch. **200**, 392 (1923). — KLEITSMANN, N. u. H. PIÉRON: Année psychol. **25**, 34 (1925) und Zitate oben S. 422, Anm. 1.

³ KUNKEL, A. (Zitiert Anm. 2): gibt auch an, daß mit Verkürzung der Präsentationszeit auf oder unter den Wert der G.Z. sich auch der Farbenton (misch)farbiger Lichter konstanter Energie ändert, speziell gelbgrünes Spektrallicht gelb erscheint — ebenso, daß dabei die Sättigung abnimmt, bis unterhalb einer gewissen minimalen Präsentationsdauer (von etwa 0,3 σ bei mäßiger Energie) alle Lichter mit Ausnahme der roten nur mehr einen farblosen Eindruck machen (vgl. das über Minimalzeitschwelle S. 356 Ausgeführte). Bei hoher Lichtstärke wird die Wirkung der Verkürzung der Präsentationszeit kompensiert; so erscheinen bei Verwendung des elektrischen Funkens Farben sehr deutlich (H. AUBERT, 1876, S. 556).

⁴ PIÉRON, H. u. KLEITSMANN: C. r. Acad. Sci. **180**, 393 (1925) nehmen auch eine Verschiedenheit der Konstanten für die Stäbchen und Zapfen, d. h. nach Adaptationszustand und Netzhautregion, an, so daß bei dem 6fachen der Reizschwelle die G.Z. für die Stäbchen 33 σ , für die Zentralzapfen 105 σ beträgt.

⁵ HESS, C.: Zitiert Anm. 2, 1904, 1905; Methodik spez. S. 226.

(nicht von der physikalischen Lichtenergie!) annehmbar — wofür auch die Ergebnisse der heterochromatischen Flimmerphotometrie sprechen —, obzwar ältere Versuche zur Aufstellung der kürzesten G.Z. für Rot, einer mittleren für Blau, der längsten für Grün geführt haben (KUNKEL, BROCA und SULZER¹). Dunkeladaptation verkürzt die G.Z. (KLEITSMANN und PIÉRON), ebenso wie die E.Z., wie überhaupt zwischen beiden ein weitgehender Parallelismus besteht.

An Werten für die *Chronaxie*, Halbwertzeit oder Kennzeit, d. h. für jene Zeitdauer, in welcher ein Reiz von doppelt so großer Stärke, als sie einem Minimalreiz (sog. Grundschwelle oder Rheobase) von beliebiger Dauer zukommt, wirksam wird, wurden für das Auge ermittelt: 1,24—3,32 σ (und zwar eine doppelte, nämlich peripher etwa 1,56 σ (1,2—1,8) auf die Stäbchen bezogen, zentral etwa 2,56 σ (2,1—3,0) auf die Zapfen bezogen (BOURIGNON, PIÉRON — bei einer Rheobase von 0,1 mA bei 6 Volt, und zwar peripher 6,5, zentral 6,2 Volt)² — gegenüber einer Kennzeit von etwa 0,3 σ und einer Nutzzeit von 3 σ für den Froschnerven (EBBECKE). Die Chronaxie stellt als „Reizzeit für zwei Schwelleneinheiten“ eine für jedes Organ sehr charakteristische Größe dar³.

2. Anklingen der Erregung.

Das Sehorgan selbst äußert seine Reaktionsträgheit während der Nutzzeit des Reizes darin, daß ein Anstieg der Erregung, ein charakteristisch verlaufendes sog. *Anklingen* — im Gegensatz zu dem als momentan gedachten Anstieg des Reizes — erfolgt⁴. Während ältere Untersucher (S. EXNER — für die ersten 0,65'', A. FICK) die Anstiegskurve der Erregung im helladaptierten Auge als eine stetige, glatte, ähnlich der Bahn eines schräg aufwärts fliegenden Geschosses betrachteten, sprechen neuere Beobachtungen für eine oszillatorische Entwicklung. Zunächst folgt bei einer längerdauernden Belichtung der positiven (hellen) Anfangsphase eine negative (dunkle)⁵, dann wieder eine helle — während auf einem dauernd exponierten Nachbarfelde kontrastiv-gegensinnige Phasen induziert werden (HESS). Andererseits werden frequente Anfangsoszillationen angegeben (BÜCHNER). Beim Anklingen einer farbigen Erregung erfolgt vorübergehender Umschlag in die Gegenfarbe (EBBECKE⁶). Bei dunkeladaptiertem Auge setzt der

¹ Siehe die Zitate von KUNKEL, HAAS, PIÉRON u. KLEITSMANN, BÜCHNER, BERLINER, DÜRR, BILLS (S. 430, Anm. 2). Für eine kürzere Maximalzeit kurzweiliger gegenüber langweiligen sprechen sich auch aus E. FERREE u. G. RAND: Amer. J. Physiol. **35**, 188, 190, 209 (1924); vgl. auch LUCKIESH: Physic. Rev. **1914**, 1.

² BOURIGNON, G.: La chronaxie chez l'homme, spez. p. 214. Paris 1923 — (mit R. DÉJEAN): C. r. Acad. Sci. **180**, 169 (1925) — C. r. Soc. Biol. **94**, 750, 756 (1926) — L'excitabilité en fonction du temps. Paris 1926. — VERRIYP: C. r. Soc. Biol. **93**, 55 (1925). — POLLAND, B. u. T. VITEK (unter Kritik der Annahme einer Verschiedenheit der Chronaxie für Stäbchen und Zapfen): Biol. Listy (tschech.) **12**, 413 (1927). — Siehe auch L. LAPICQUE: J. Physiol. et Path. gén. **9**, 620 (1907); **11**, 1009, 1035 (1909). — EBBECKE, U. (unter Definition der Chronaxie als der Halbwertzeit der sich ladenden oder entladenden Kapazität): Dtsch. med. Wsch. **1926**, Nr 38.

³ Vgl. auch den Versuch der Ableitung einer Konstanten als Ausdruck für die Trägheit des Sehorgans seitens A. BLONDEL und J. REY [C. r. Acad. Sci. **178**, 276 (1924)].

⁴ HARDY, A. C. (unter Erschließung von Abnehmen der G.Z. in arithmetischer Progression bei Wachsen des Reizes in geometrischer): Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **6**, 221 (1920). — FODOR, K. und L. HAPFISCH fanden bei gleich starken Reizen eine Überschätzung der Intensität des zweiten Reizes, proportional dem Reizintervall wachsend [Pflügers Arch. **201**, 396 (1923)] — vgl. S. 395, Anm. 2.

⁵ Bei Verschieben einer mattweißen Tafel mit geradlinigem Rande zeigt der dunkle Streifen deutliche foveale Ausbuchtung nach rückwärts (HESS).

⁶ EXNER, S.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. II **58**, 601 (1868); **65**, 59 (1872) — Pflügers Arch. **3**, 214 (1870); **103**, 107 (1904). — HESS, C.: Ebenda **179**, 50, spez. 60ff. (1920); vgl. auch **107**, 290 (1905). — BÜCHNER, M.: Wundts Psychol. Stud. **2**, 1 (1908). — EBBECKE, U.: Pflügers Arch. **185**, 196 (1920).

Eindruck stark farbiger Lichter — und zwar auch innerhalb des Netzhautzentrums — zunächst farblos ein und tritt erst im weiteren Verlaufe Farbigkeit hervor, woraus größere Steilheit der Kurve der Weißerregung gegenüber langsamerem Anstieg der farbigen Erregung zu erschließen ist (TSCHERMAK¹). Auch sei daran erinnert, daß sich für das Phänomen der kreisenden Marke, das auf Differenzen der G.Z. beruht, bei dunkeladaptiertem Auge Komplikationen ergeben² (vgl. Kap. Raumsinn).

Von der *Netzhautregion* besteht deutliche Abhängigkeit, indem das Anklingen (ebenso das Abklingen) im Zentrum deutlich langsamer erfolgt, also die G.Z. länger ist als im indirekten Sehen (bereits MAXWELL, HELMHOLTZ³, S. EXNER, HESS, BÜCHNER, FRÖHLICH, VOGELSANG⁴). So zeigt der der primären Empfindung entsprechende Eindruck einer Lichtlinie, welche man vor dem Auge vorbeibewegt, ebenso seine Nachbildphasen, und zwar sowohl die gleichfarbigen wie die gegenfarbigen Phasen, auch die mehr weniger farblose („ghost“) bei dunkeladaptiertem Auge — in der Umgebung des Fixationspunktes eine Einbuchtung nach hinten, welche dem allmählich abgestuften Nachhinken der zentralen Region entspricht (HESS). Die foveale Reaktionsträgheit — ebenso wie die foveale Minderempfindlichkeit im Dunkeladaptationszustande — wurde auch bei typischen Totalfarbenblinden dargetan (HESS); dieser Befund beweist zweifellos Sehtüchtigkeit des Zentralbezirkes unter regionaler Abstufung der Erregbarkeit wie beim Farbentüchtigen. — Man kann das geschilderte Verhalten sogar zur Messung der Ausdehnung der Fovea benutzen und hat dabei folgende Werte ermittelt:

	horizontal	vertikal
FRÖHLICH ⁵	2° 25' = 0,63 mm	1° 55' = 0,51 mm
VOGELSANG	2° 10' = 0,56 mm	1° 45' = 0,45 mm

verglichen mit anderen funktionellen Bestimmungsmethoden⁶, und zwar mit dem Bezirk von undeutlichem oder „fehlendem“ PURKINJESCHEM Nachbild nach

v. KRIES ⁷ und NAGEL	1° 24'—1° 48' = 0,37—0,475 mm
FRÖHLICH ⁸	2° = 0,53 mm

verglichen mit dem Bezirk von „fehlendem“ PURKINJESCHEM Phänomen, wobei Fixationsschwankungen den Bezirk zu klein erscheinen lassen können:

NAGEL ⁹	R.A. hor. 1° 47', vert. 1° 21' } = 0,40—0,52 mm
	L.A. hor. 1° 28' }
KOHLRAUSCH ¹⁰	ca. 1°, sicher unter 2° }
DIETER ¹¹	R.A. hor. 1,6° = 0,42 mm, vert. 1,4° = 0,37 mm
GROSS ¹²	1,77° = 0,47 mm

¹ Siehe dazu M. H. FISCHER: Pflügers Arch. **198**, 311, spez. 326 (1923).

² ENGELKING, E. u. F. POOS: Graefes Arch. **114**, 340 (1924).

³ HELMHOLTZ, H. v.: Physiol. Optik, 1. Aufl., S. 420.

⁴ HESS, C.: Pflügers Arch. **101**, 242 (1904) — Methodik spez. S. 229. — FRÖHLICH, F. W.: Z. Sinnesphysiol. **53**, 79 (1921). — VOGELSANG, K.: Pflügers Arch. **206**, 29, spez. 37 (1924).

⁵ FRÖHLICH, F. W. u. K. VOGELSANG: Pflügers Arch. **207**, 110 (1925).

⁶ Vgl. auch die Bestimmung jenes Gesichtswinkels, bis zu welchem herunter Verkleinerung der Reizfläche die Dauer des Bewegungsnachbildes verlängert, unterhalb welchem sie hingegen die Dauer verkürzt — zu 2,3—3,8° (Optimalwert 3,2°) durch R. GRANIT: Z. Sinnesphysiol. **58**, 95 (1927).

⁷ KRIES, J. v. u. A. W. NAGEL: Graefes Arch. **42**, 123 (1896) — Z. Psychol. u. Physiol. **12**, 26 (1896); **23**, 161, spez. 175 (1900). — Vgl. auch A. SAMOJLOFF: Ebenda **20**, 124 (1899).

⁸ FRÖHLICH, F. W.: Z. Sinnesphysiol. **52**, 60 (1921); **53**, 108 (1921).

⁹ KRIES, J. v. u. A. W. NAGEL (unter Betonung der nicht genau zentrierten Lage um den Fixationspunkt): Z. Psychol. u. Physiol. **23**, 161, spez. 176 (1900).

¹⁰ KOHLRAUSCH, A.: Pflügers Arch. **196**, 115, spez. 120 (1922).

¹¹ DIETER, W.: Graefes Arch. **113**, 141 (1924).

¹² GROSS, K.: Z. Sinnesphysiol. **59**, 215 (1928).

verglichen mit der tatsächlichen Ausdehnung des stäbchenfreien Bezirkes:

KOSTER ¹	0,8 mm = 3° 3' beim Erwachsenen an zwei frischen kindlichen Augen: horizontal 0,44—0,874 mm vertikal 0,44—0,828 mm Mittel 0,53 mm = 2°
FRITSCH ²	nur 0,2 mm = 45,5'
WOLFRUM (bei DIETER) ³	0,44 mm = 1° 40'

sowie des gefäßfreien Bezirkes:

GESCHER ⁴	0,39 mm = 1° 29'.
--------------------------------	-------------------

3. Nachdauer der Erregung, Talbotsches Gesetz.

Die Trägheit unseres Sehorgans äußert sich auch darin, daß die Erregung — allgemein gesprochen — den Reiz deutlich überdauert, daß sich also an die „homophotische“ Phase der Empfindung eine „metaphotische“ (STIGLER⁵) anschließt, gleichgültig, ob die Erregung während der Reizzeit das Maximum bereits erreicht oder überschritten hat oder (bei „untermaximaler“ Reizzeit) erst metaphotisch zum Gipfel gelangt. Hält der Reiz auch nach Erreichen des Maximums weiter an, so beginnt die Erregung sehr bald abzusinken, entsprechend der Adaptation bzw. Ermüdung des Sehorgans (vgl. unten S. 441 ff.). So verlieren lichtstarke farblose wie farbige Objekte bei längerer Betrachtung deutlich an scheinbarer Helligkeit, und zwar um so rascher, je höher die Intensität⁶ (EXNER beobachtete bei Anhalten der Beleuchtung Absinken von dem nach 166 σ erreichten Gipfel nach 359 σ auf 0,9, nach 486 auf 0,8, nach 659 σ auf 0,7 des Maximalwertes, v. KRIES bei relativer Lichtstärke 1 nach 20'' auf 58%, nach 160'' auf 15%, bei Lichtstärke 34,7 nach 20'' auf 25%, nach 160'' auf 3%). Der bezüglichen Kurve⁷ kommt offenbar Exponentialcharakter zu [nach LASAREFF entsprechend der Formel $\frac{E}{E_0} = A + (1 - A)e^{-\beta t}$, welche das Verhältnis der jeweiligen Empfindlichkeit zu der Maximalempfindlichkeit E_0 für die Ein-

¹ KOSTER, W.: Graefes Arch. **41** (4), 1, spez. 10 (1895) — Arch. d'Ophthalm. **15**, 428 (1895). — Vgl. dazu E. HERING: Pflügers Arch. **61**, 601 (1895).

² FRITSCH, G.: Abh. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **10**, 353 (1904) sowie bei J. v. KRIES: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 188 (1905) — Über den Bau und die Bedeutung der Area centralis des Menschen. Berlin 1908.

³ Ref. bei NEUMANN: Über die Fovea centralis bei Affen und beim Menschen. Inaug.-Dissert. Leipzig 1922 und W. DIETER: Graefes Arch. **113**, 152 (1924). — Vgl. auch betr. Macula der höheren Säuger WOLFRUM: Ber. dtsch. ophthalm. Ges. **1908**, 206 sowie Klin. Mbl. Augenheilk. **71**, 221 (1923).

⁴ GESCHER, J.: Arch. Augenheilk. **96**, 419 (1925). — Vgl. auch die Bestimmung des vom ophthalmoskopischen Reflex umgebenen Maculabezirkes zu 2,0—2,9 mm seitens A. BOZZOLI: Ann. Ophthalm. **53**, 794 (1925). Die Begriffe: Fovea (0,24—0,3 mm oder 55—70'), stäbchenfreier Bezirk, purpurfreies Areale und Macula (etwa 1,0—3,0 mm oder 4—12°) sind demnach von sehr verschiedener Bedeutung [E. HERING: Pflügers Arch. **61**, 601, spez. 606 (1895). — TSCHERMAK, A.: H.-D.-A. spez. S. 711].

⁵ STIGLER, R. (s. Zitate S. 430, Anm. 2).

⁶ MÜLLER, G. E. bzw. A. FICK: Zitiert auf S. 434, Anm. 3. — EXNER, S.: Zitiert ebenda. — HELMHOLTZ, H. v.: Physiol. Optik, 1. Aufl., S. 342, 362; 3. Aufl., **2**, 178. — FERRY, E. S. (mit der Angabe von indirekter Proportionalität zum Logarithmus der Reizstärke): Sill. J. of Sci. (3) **44**, 193 (1892). — PIÉRON, H.: Arch. néerl. Physiol. **7**, 199 (1922). — Vgl. die Äquivalenzmessungen von J. v. KRIES (Absinken für farbloses Licht): Graefes Arch. **23** (2), 1 (1877).

⁷ Damit sei allerdings die Möglichkeit einer gewissen Unstetigkeit durch Spontanerholungen nicht ausgeschlossen, wie sie bei Lokaladaptation angegehen werden (vgl. unten S. 462, Anm. 1) und bei Muskelermüdung seit langem bekannt sind.

wirkungsdauer $t = 0$ betrifft¹). Für Lichtreize verschiedener Wellenlänge oder Reizeffekte differenter Farbe wird ein verschiedenes rasches Absinken der Erregung bzw. eine verschiedene rasche Ermüdung angegeben, und zwar in der Reihenfolge: Violett > Rot > Grün, indem das stationäre Endstadium der Helligkeit für L_{451} viel niedriger ausfällt als für gleichhelles Spektralrot (L_{656}) oder gar L_{550} (KRAVCOV²). Wie bei jeder vergleichenden Prüfung farbiger Lichter dürfen dieselben auch hier nicht in einem zufälligen Stärkenverhältnis verwendet werden, wie es etwa zwischen zwei beliebigen Farbfiltren oder zwischen zwei gleich breiten Ausschnitten eines beliebigen Spektrums gegeben ist, vielmehr muß das eine Mal die subjektive Helligkeit, das andere Mal die objektive Stärke der farbigen Lichter gleich gewählt werden! — Bezüglich des Absinkens der Erregung scheinen erhebliche individuelle Verschiedenheiten zu bestehen³; im indirekten Sehen erfolgt der Abfall rascher als im zentralen⁴.

Die *Nachdauer der Erregung* zeigt eine deutliche Abhängigkeit von der Lichtstärke bzw. der Helligkeit, dem Zustande des Auges und der Netzhautstelle. Es gilt — wohl nur unterhalb einer bestimmten oberen Grenze — die Regel, daß die Nachdauer der Erregung um so kürzer ist, je größer die Lichtstärke des Reizes bzw. die Helligkeit des Reizeffektes war (EXNER, MARTIUS, STIGLER⁵) — analog wie dies für das Anklingen der Erregung formuliert wurde. Die ältere Angabe eines umgekehrten Verhaltens beruhte auf einem Miteinbeziehen der Nachreaktion. Durch Dunkeladaptation wird die Nachdauer erheblich verlängert⁶. Für das Netzhautzentrum des helladaptierten Auges ist sie etwas größer als für das indirekte Sehen; für ersteres wurden Werte von 29–32 σ ermittelt (BOURDON⁷).

Die Nachdauer der Erregung führt dazu, daß rhythmische Reize jenseits einer gewissen kritischen Frequenz des Lichtwechsels, der sog. *Ver-*

¹ LASAREFF, P.: Ionentheorie der Reizung, Bern-Leipzig 1923 — vgl. auch die Zitate S. 429, Anm. 3. In der angeführten Formel ist der terminale Helligkeitswert indirekt, der Exponent β direkt der Lichtstärke J proportional, indem $A = \frac{\alpha_2}{\alpha_1 \kappa J + \alpha_2}$ und $\beta = \alpha_1 \kappa J + \alpha_2$ bzw. $\beta = \frac{\alpha_2}{A}$; α_1 bezeichnet den Koeffizienten der Zerfallsreaktion, κ den Absorptionskoeffizienten, α_2 den Koeffizienten der Restitutionsreaktion, und es gilt die Beziehung der Konzentrationsänderung der Zerfallsprodukte (C') mit der Zeit (t) zur Menge des noch unzerlegten photosensiblen Stoffes C $\frac{dC'}{dt} = \alpha_1 \kappa JC - \alpha_2 C'$.

² KRAVCOV, L. W. (unter Zutreffendfinden der LASAREFFschen Formel [Anm. 1] auch für die Helligkeitsabnahme farbiger Lichter mit der Einwirkungsdauer): J. Psychol. u. Neur. **36**, 87 (1928). Vgl. damit die älteren Beobachtungen von W. SCHÖN (Reihenfolge Blau > Grün > Rot): Graefes Arch. **20** (2), 273 (1874) sowie von F. W. FRÖHLICH und F. ALLEN (zitiert Anm. 6).

³ FICK, A.: Arch. Anat. u. Physiol. **1863**, 739. — MÜLLER, C. F. (unter A. FICK): Inaug.-Dissert. Zürich 1866. — EXNER, S.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. II **58**, 601 (1868) — Pflügers Arch. **3**, 414 (1870). — KRIES, J. v.: Graefes Arch. **23** (2), 1 (1877).

⁴ CHARPENTIER, A.: Arch. d'Ophtalm. **10**, 340 (1890).

⁵ EXNER, S.: Zitiert Anm. 3. — MARTIUS, G.: Beitr. Psychol. u. Philos. **1** (3), 336 (1902). — STIGLER, R.: Zitiert auf S. 430, Anm. 2. — Vgl. auch E. S. FERRY: Sill. J. of Sci. (3) **44**, 193 (1892). — RUPP: Inaug.-Dissert. Königsberg 1896. — MICHOTTE, A.: Nouvelles recherches sur la simultanéité apparente d'impressions disparates périodiques. Louvain 1912. — HARDY, A. C.: Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **6**, 221 (1920). — PIÉRON, H. (mit Aufstellung der Formel $t = \frac{\alpha}{\alpha_0 \alpha_2}$) C. r. Soc. Biol. **97**, 1147 (1927); **98**, 130 (1928).

⁶ ALLEN, F. (zugleich mit der Angabe von Wiederverlängerung bei extremer Helladaptation): Physic. Rev. **11**, 257 (1900). — KOVÁCS, A.: Z. Psychol. u. Physiol. **53**, 161 (1922).

⁷ BOURDON, B.: La perception de l'espace, p. 178. Paris 1902.

schmelzungsfrequenz (v. KRIES), denselben Effekt haben wie konstante. Grund hierfür ist die Gleichheit der Produkte von Reizstärke $\times$ Reizdauer, also die Übereinstimmung im sog. Antriebe ($i_1 \cdot t_1 = i_2 \cdot t_2$ — Bezeichnung nach TSCHERMAK). Diese als *Talbot-Plateausches Gesetz*¹ benannte Beziehung lautet in einfachster Form: antriebsgleiche Dauerreize und Phasenreize haben infolge der Reaktionsträgheit² des Sehorgans gleiche Wirkung, wobei ein empfindungsmäßig unmerkliches minimales Oszillieren der Erregung fortbestehen mag³ (vgl. Abb. 161).

Der rhythmisch (während t_1) wirkende Reiz von bestimmter Stärke (i_1) wirkt ebenso, als ob seine Energie über die ganze Periodenlänge (d. h. Reizdauer und Reizpause, $t_1 + p = t_2$) verteilt wäre. — Eine weitere Bedingung ist das Nichtüberschreiten einer bestimmten absoluten Dauer an Periodenlänge des Phasenreizes.

Die kritische Periodendauer ist abhängig vom Verhältnis der Reizdauer zur Reizpause und dieses ist wie der abhängig von der absoluten Intensität des Phasenreizes (in Zusammenhang mit der obigen Formel $i \cdot t = k$).

Betrachtet man mit fixiertem Blick die TALBOTSche Scheibe (Abb. 162), welche mit zunehmender Geschwindigkeit rotiert, so erreicht zuerst der äußerste Ring, in welchem $32 \times 5,62^\circ$ Weiß wechselnd mit je $5,62^\circ$ Schwarz dargeboten werden, zuletzt der innerste mit 180° Weiß wechselnd mit 180° Schwarz. (Bei genügend raschem Wandern des Blickes in der Rotationsrichtung zerfällt der gleichmäßige Eindruck.) Jener Enderfolg wird bei schwächerer Beleuchtung früher erreicht als bei stärkerer; bei hoher Intensität und möglichst kurzer Reizdauer liegt die Intermittenzzahl, Flimmergrenze oder Verschmelzungsfrequenz bei etwa 160 Reizen pro 1'' (CORDS), bei mittlerem Tageslicht bei 35 (E. v. BRÜCKE), 48 (EMSMANN), 49,53 (AUBERT), höchstens 60–70 in der Sekunde, bei schwacher Beleuchtung und Dunkeladaptation bereits bei 10 (HELMHOLTZ) bis 25 (AUBERT).

Die Länge der kritischen Periodendauer, die sog. *Intermittenzzeit*, ist sonach auf 0,02–0,1'' (MARBE), bei Verwendung von bloß zwei Reizen von optimaler

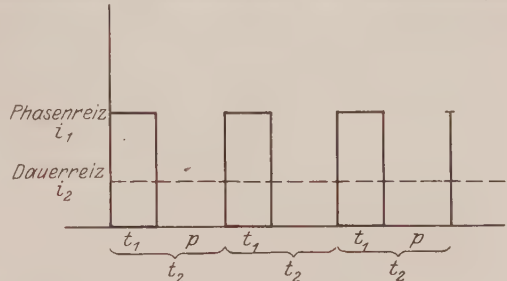


Abb. 161. Schema der Antriebsgleichheit von Dauer- und von Phasenreizen: TALBOTSches Gesetz ($i_1 \cdot t_1 = i_2 \cdot t_2$).

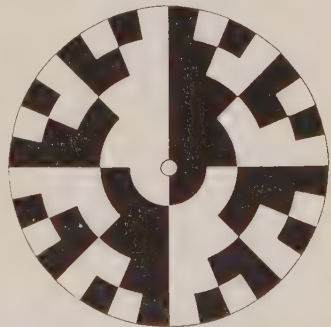


Abb. 162. TALBOTSche Scheibe.

¹ TALBOT, E. W.: *Philosophic. Mag.* (3) **5**, 321 (1824) — *Pogg. Ann.* **35**, 475 (1835). — PLATEAU, J.: *Ann. Chim. et Phys.* **58**, 337 (1835) — *Pogg. Ann.* **35**, 457 (1835); **80**, 150, 287 (1849). — EMSMANN, H.: *Ebenda* **91**, 611 (1854). — HELMHOLTZ, H.: *Physiol. Optik*, 1. Aufl., S. 339; 3. Aufl., **2**, 171. — AUBERT, H.: S. 350 (1865); S. 510 (1876). — KLEINER, A.: *Pflügers Arch.* **18**, 542 (1878).

² HELMHOLTZ, H. v. (zitiert Anm. 1) und J. v. KRIES [Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 231 (1905)] haben darauf hingewiesen, daß eine Beziehung von der Art des TALBOTSchen Gesetzes überall dort gilt, wo einerseits die Wirkung einer rhythmischen Kraft für jedes sehr kleine Zeitteilchen dem Produkt aus Intensität und Zeit ($i \cdot dt$) proportional ist, andererseits eine Gegenwirkung erfolgt, so daß sich ein Gleichgewicht mit sehr kleinen Oszillationen herstellt. Über Analogien zum TALBOTSchen Gesetz auf dem Gesamtgebiete der Nervenphysiologie s. C. S. SHERRINGTON: *The integrative function of the nervous system*, p. 354. London 1906.

³ Vgl. A. FICK: *Arch. Anat. u. Physiol.* **1863**, 739. — KRIES, J. v.: *Nagels Handb. d. Physiol.* **3**, 253 (1905).

Stärke auf 0,083'', bei einer Reizserie auf weniger (BASLER¹) zu veranschlagen. Bei möglichst kurzdauernden photischen (wie elektrischen) Reizen wird Verschmelzung erst bei einer Periodenlänge von 0,006'' erreicht². Mit wachsender mittlerer Intensität nimmt die kritische Periodendauer zunächst sehr wenig, dann schneller zu (MARBE). Unter gewissen Bedingungen kann ein in größeren Intervallen periodisch wiederkehrender Reiz ebenso hell erscheinen wie ein einmaliger von gleicher Stärke (MARTIUS³); unterhalb einer gewissen Stärke und Dauer, also bei untermaximalem Wert, der von der Individualität abhängt, ergeben sich jedoch deutliche Unterschiede (MARBE, WATT⁴). — Eine Unterbrechung sehr kurzdauernder Beleuchtung muß, um eben noch wahrgenommen zu werden, um so länger dauern, je geringer die Lichtstärke ist; dabei ist das Produkt aus Intensität und Pausenlänge zunächst konstant, nimmt aber nahe der Schwelle ab; noch bei Intervallen von 1,3'' besteht eine Summation unter-schwelliger Reize⁵. Dieses Verhalten gilt nicht bloß foveal, sondern auch im indirekten Sehen, wobei Dunkeladaptation zu einem Sinken der Zeitschwellenwerte führt (ZIPKIN⁶). Bei zwei aufeinanderfolgenden Einzelreizen wird mit dem Überschreiten der für den ersten geltenden E.Z. zunächst als „Vorstufe der Verschmelzung“ eine bloße Verlängerung des Eindruckes (METZGER) erreicht, erst nach einem bestimmten Intervall, währenddessen die nachdauernde Primärerregung bereits in merklichem Grade abgesunken ist, also bei einem Plus von etwa 30 σ wird Verdoppelung bemerkt⁷ (vgl. das oben S. 422 im Zusammenhang damit über die Messung der E.Z. Bemerkte). Eine ganz kurze Folge von Einzelreizen (2—3) ergibt früher Verschmelzung bzw. Aufhören des Flimmers als eine längere Folge (PIÉRON⁸).

Für die Verschmelzung besteht einerseits Abhängigkeit von der Helligkeit, andererseits vom Zustande des Auges, indem zwar die adaptative Zunahme der subjektiven Helligkeit wie eine Steigerung der objektiven Lichtstärke⁹, also im Sinne von Erhöhung der Verschmelzungsfrequenz wirkt, die Dunkeladaptation an sich jedoch die Nachdauer der Erregung verlängert und daher die Minimaltourenzahl im entgegengesetztem Sinne beeinflusst. Es resultiert daraus ein gewisses Minus an Verschmelzungsfrequenz für das Dunkelauge

¹ BASLER, A. (beobachtete bei Serienreizen noch bei 0,033'' Flimmern): Pflügers Arch. **143**, 245 (1912) — (leichtere Verschmelzung bei längerer Dauer der Schwarz-pause gegenüber dem Weißreiz — bei schwarzer Umgebung): Z. Sinnesphysiol. **58**, 88 (1927).

² CORDS, R.: Graefes Arch. **67**, 149 (1908). Erschütterungen des Kopfes, welche zu einer Verlagerung der Bilder auf der Netzhaut führen, können die Verschmelzung aufheben [MALLOCK: Proc. roy. Soc. Lond. A **89**, 407 (1913). — THOMSON, J. P.: Ebenda **90**, 448 (1914)].

³ MARTIUS, G.: Beitr. Psychol. u. Philos. H. 3, S. 275 (1902) — Pflügers Arch. **99**, 95 (1904); **101**, 554 (1904).

⁴ MARBE, K.: Pflügers Arch. **97**, 364 (1903); **100**, 487 (1903); **102**, 473 (1904). — WATT, H. J.: Ebenda **107**, 591 (1905).

⁵ McDUGALL: Brit. J. Psychol. **1**, 78 (1904). — BASLER, A.: Pflügers Arch. **143**, 245 (1912). — GILDEMEISTER, M.: Z. Sinnesphysiol. **48**, 256 (1914). — RUTENBERG, D.: Ebenda **48**, 268 (1914). — BLONDEL: C. r. Acad. Sci. **162**, 587, 861 (1916).

⁶ ZIPKIN, D.: Z. Sinnesphysiol. **49**, 79 (1916).

⁷ FODOR, K. u. L. HAPPSCH: Pflügers Arch. **201**, 360 (1923). — TRAVIS, R. C. (unter unzutreffender Parallelisierung mit der Refraktärphase): Psychologic. Monogr. **36**, 1 (1926). — MONJÉ, M.: Vers. dtsh. physiol. Ges. 1927. — Betr. Minimalabstand für Trennung von zwei durch homogenes Licht bewirkten Reizeffekten s. A. C. HARDY: Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **6**, 221 (1920).

⁸ PIÉRON, H.: C. r. Soc. Biol. **98**, 130 (1928).

⁹ Umgekehrt wirkt kontrastive Verdunkelung des flimmernden Feldes wie eine objektive Herabsetzung der Lichtstärke begünstigend auf die Verschmelzung [SHERRINGTON, C. S.: J. of Physiol. **21**, 33 (1897)] — vgl. S. 438.

gegenüber dem Hellauge (10—17 gegenüber 15—30 nach SCHATERNIKOFF¹). Reinlich tritt dieser Unterschied (mit der Relation von 3:5 bis 1:8) hervor bei Herstellung von gleicher subjektiver Helligkeit; das Dunkelauge erweist sich demnach gegenüber kurzdauernden Reizen als träger reagierend. Eine Herabsetzung der Minimaltourenzahl gilt auch für das total farbenblinde Auge². Für eine und dieselbe Zustandslage des Auges hat sich eine angenähert logarithmische Beziehung von Verschmelzungsfrequenz und Beleuchtungsintensität ergeben, und zwar mit einer anderen Konstanten für das Tagessehen ($VF = 12,4 \cdot \log J$) als für das Dämmerungssehen ($VF = 1,56 \cdot \log J$ — PORTER³). Läßt man Lichter verschiedener Stärke abwechselnd einwirken, so nimmt mit Wachsen der Dauerstärke bei gleich großem Intensitätszuwachs oder Schwankungsbetrage (z. B. 100 und 200, 200 und 300 usw.) die Verschmelzungsfrequenz ab⁴; ebenso wirkt Abnahme des Schwankungsbetrages bei konstanter Dauerstärke⁵. Läßt man rhythmische Reize und Zeitreize von gleichem Antrieb wechseln, so wird die Verschmelzungsfrequenz erhöht⁶.

Bezüglich des Verhältnisses von Periodenlänge und Reizstärke zeigt sich, daß die erstere viel langsamer wächst als die Reizstärke, während die Unterschiede der Periodenlänge viel rascher zunehmen als die Reizstärke — wie sie auch viel rascher wachsen als die Periodenlänge selbst (MARBE). Ferner ist die Netzhautregion von Einfluß, indem — für den Zustand der Helladaptation oder ausgiebiger Dunkeladaptation — die zur Verschmelzung erforderliche Frequenz vom Zentrum nach der Peripherie hin zunimmt⁷, also die letztere in der Wahrnehmung des Flimmerns überlegen ist. Hingegen kehrt sich dieses

¹ SCHATERNIKOFF, M.: Z. Psychol. u. Physiol. **29**, 241 (1902) — Proc. roy. Soc. Lond. **70**, 313 (1902). — KRIES, J. v. (Abh. Phys. d. G.E., 2. H., 1902 — Z. Sinnesphysiol. **32**, 113 (1903). — NAGEL, W. A.: Zusätze zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 315, 320 (1911). — Vgl. auch A. CHARPENTIER: Arch. d'Ophtalm. **10**, 342 (1890). — PORTER, T. C.: Proc. roy. Soc. Lond. **63**, 347 (1898); **70**, 313 (1902). — GRÜNBAUM, O.: J. of Physiol. **22**, 433 (1898). — FRÖHLICH, F. W.: Z. Sinnesphysiol. **53**, 79 (1921). — LASAREFF, P.: Pflügers Arch. **196**, 177 (1922).

² KRIES, J. v.: Z. Psychol. u. Physiol. **32**, 113 (1900). — NAGEL, W. A. (unter Hinweis auf bezügliche Analogie Totalfarbenblinder mit dunkeladaptierten Farbentüchtigten — zuerst von UTHOFF beobachtet): Zusätze zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl., S. 320 (1911).

³ PORTER, T. C. (in Analogie zur Beziehung von Sehschärfe und Beleuchtungsintensität nach A. KÖNIG: Ges. Abh. S. 388ff.): Proc. roy. Soc. Lond. **63**, 347 (1898); **70**, 313 (1902). — Vgl. auch J. B. HAYCRAFT: J. of Physiol. **21**, 126 (1897). — BAADER, E. G.: Inaug.-Dissert. Freiburg 1891. — PRÉRON, H. (Beziehung der Verschmelzungsfrequenz zur zweiten Wurzel aus der Lichtstärke in der Peripherie, zur vierten im Zentrum): Arch. internat. Physiol. **7**, 199 (1922) — C. r. Soc. Biol. **97**, 5 (1927). — Siehe ferner die Aufstellung einer komplexen Formel — im Zusammenhang mit der Ionentheorie der Netzhautreizung — durch P. LASAREFF: Philosophic. Mag. a. J. of Sci. (7) **2**, 1170 (1926) — Pflügers Arch. **214**, 439 (1926) — vgl. auch M. PELIKARPOFF: Ebenda **215**, 95 (1926).

⁴ SCHENCK, F.: Pflügers Arch. **68**, 32 (1897).

⁵ BAADER, E. G.: Zitiert Ann. 3.

⁶ SCHENCK, F.: Pflügers Arch. **64**, 607 (1896); **68**, 32 (1897); **77**, 44 (1899); **82**, 192 (1900); (mit JUST) **90**, 270 (1902); **118**, 174 (1907). — Siehe auch A. SAMOJLOFF: Ebenda **95**, 90 (1911).

⁷ EXNER, S.: Graefes Arch. **32** (1), 233 (1886). — BELLARMINOFF, L. (Differenzen zwischen nasaler und temporaler Netzhauthälfte): Ebenda **35** (1), 25 (1889). — LOHMANN, W.: Ebenda **68**, 395 (1908); s. auch S. BERGEL: Inaug.-Dissert. Breslau 1895. — BRAUNSTEIN, E. P.: Z. Psychol. u. Physiol. **33**, 171, 241 (1903); vgl. auch Z. Sinnesphysiol. **55**, 185 (1923). — TICHOMIROV, W. R. u. E. TH. v. BRÜCKE: Pflügers Arch. **228**, 177 (1909). — HARDY, A. C.: Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **6**, 221 (1920). — Dow: Philosophic. Mag. **20**, 58 (1910). — IVES, H. E.: Ebenda **31**, 290 (1916). — LEMPICKA, W. v.: Z. Sinnesphysiol. **50**, 217 (1919). — ALLEN, FRANK: Philosophic. Mag. **38**, 55, 81 (1919) — (betr. Verschmelzungsfrequenz nach Ermüdung mit spektralen Lichtern) Amer. J. physiol. Opt. **5**, 341, 420 (1924); (Historisch) **7**, 439 (1926). — WOOG: C. r. Acad. Sci. **168**, 1222 (1919); **168**, 93 (1919).

Verhältnis innerhalb eines gewissen Adaptationsbereiches um (TICHOMIROW und E. TH. v. BRÜCKE). Die Verschmelzungsfrequenz wächst auch mit der Feldgröße¹. — An sich hat sich das TALBOTSche Gesetz sowohl bei Verwendung farbloser wie farbiger Lichter als durchaus zutreffend erwiesen; vereinzelte Angaben von Abweichungen bis zu $\pm 6\%$ wurden als irrig dargetan². (Dabei ist natürlich das Remissionsvermögen der „schwarzen“ Papiersektoren mit in Rechnung zu stellen³.) Das Gesetz gilt nicht bloß dann, wenn die Einzelreize bis zur vollen Entwicklung der Helligkeitsempfindung andauern, sondern auch bei metaphotischer Gipfellage bzw. sehr kurzer Reizdauer (bis herab zu $2,8 \sigma$ — PIÉRON⁴).

Oberhalb der kritischen Grenze tritt ein rhythmisches Schwanken der Erregungsgröße auf⁵. Das Stadium des Getrennterscheinsens beider Komponenten, speziell von Weiß und Schwarz, wird als „Flackern“, das Stadium der Ungleichmäßigkeit durch huschende Schatten als „Flimmern“ bezeichnet (SCHENCK). Auf die Verschmelzung der Effekte intermittierender Lichtreize, speziell auf den Übergang von Flackern zu Flimmern, nimmt der Simultankontrast Einfluß, indem der kontrastive Helligkeitszuwachs (gleich jenem durch Dunkeladaptation — s. oben) ebenso wirkt wie ein objektiver Lichtzuwachs, kontrastive Helligkeitsminderung wie eine objektive Minderung der Lichtstärke⁶. Kontrastiv gehobenes bzw. nicht gedrücktes Weiß und kontrastiv vertieftes Schwarz flackern bei periodischem Wechsel stärker und länger als unbeeinflusstes Weiß und Schwarz; der Eindruck ist zudem ein anderer, wenn das gehobene Weiß dem übrigen Weiß vorangeht, als wenn das gehobene Schwarz das übrige Schwarz einbegleitet, wie Beobachtungen an den bereits oben (S. 299, Abb. 118) erwähnten

¹ CHARPENTIER, A.: Arch. d'Ophtalm. **10**, 340 (1890). — LOHMANN, W.: Graefes Arch. **68**, 395 (1908).

² AUBERT, H. (1865, S. 350) — gegenüber A. FICKs Angabe, daß auf gewissen Intensitätsstufen das intermittierende Licht zu hell erscheine (Arch. Anat. u. Physiol. **1863**, 739) — ferner K. MARBE: Wundts Philos. Stud. **9**, 384 (1894); **12**, 288 (1896); **13**, 113 (1897); **14**, 392 (1898) — Theorie der kinematographischen Projektionen. Leipzig 1910 — Pflügers Arch. **97**, 335 (1904); **100**, 456 (1903); **102**, 473 (1904) — Z. Psychol. u. Physiol. **13**, 365 (1897); **16**, 438 (1898). — LUMMER, O. u. E. BRODHUN: Z. Instrumentenkd. **16**, 299 (1896) — gegenüber O. F. F. GRÜNBAUMs Angabe von Zuhellerscheinen intermittierender Lichter bei hoher Intensität [J. of Physiol. **22**, 433 (1898)]. — BRAUNSTEIN, E. P.: Z. Psychol. u. Physiol. **33**, 171, 241 (1903). — MARTIUS, G.: Pflügers Arch. **99**, 95 (1903); **101**, 554 (1904). — WATT, J.: Ebenda **107**, 591 (1905). — HYDE: Bull. Bur. of Stand. **2**, 1 (1906). — DUFOUR: C. r. Soc. Biol. **70**, 886 (1911); **71**, 289 (1911). — PORTER, T. C.: Proc. roy. Soc. Lond. A **70**, 313 (1902); **86**, 495 (1912). — PFUND, A. K.: Psychologie. Rev. **21**, 116 (1914) — gegenüber G. H. PARKER u. B. M. PATTON: Amer. J. Physiol. **31**, 22 (1912). — GRÜNBAUM, A. A.: Pflügers Arch. **166**, 473 (1917). — MAST, S. O.: Amer. J. Physiol. **71**, 163 (1924). — Speziell bezüglich der Psychologie des Flimmerphänomens vgl. F. SCHUMANN: Z. Psychol. **23**, 1 (1900). — GRÜNBAUM, A. A.: Pflügers Arch. **166**, 473 (1917). — BÜHLER, C.: Handb. d. Psychol. **1** (1). Jena 1922. — CERMAK, P. u. K. KOFFKA: Psychol. Forsch. **1**, 66 (1922). — HAACK, K.: Psychologie der Bewegungen, Konfigurationen und Farben unter Verwendung des Flimmerphänomens. Berlin 1927.

³ Daß auch die schwärzesten Papiere, selbst schwarzes Wollpapier, noch einen beträchtlichen Remissionswert ergeben, und zwar etwa $\frac{1}{60}$ bis $\frac{1}{22}$ des als Norm angesetzten weißen Barytpapiers, hat E. HERING (G.-Z. S. 68, 83 — auch S. 14) gezeigt (vgl. S. 491, Anm. 5).

⁴ PIÉRON, H.: C. r. Soc. Biol. **98**, 130 (1928).

⁵ Pathologisch-erweise kommt endogenes Flimmern vor in Form eines Oszillieren des Lichteindrucks mit einer Frequenz von 20 pro 1'', und zwar an Stärke und Dauer abhängig von der Stärke, Dauer und Häufigkeit des Reizes; ein solches Verhalten entspricht einem beginnenden Flimmerskotom [FRÖHLICH, F. W.: Z. Sinnesphysiol. **52**, 52 (1921)].

⁶ Dementsprechend nimmt die Umgebung Einfluß auf die Verschmelzung, so daß diese bei Weißschwarzwechsel in schwarzer Umgebung (nicht so in weißer) leichter erfolgt, wenn kontrastiv ungedrücktes Weiß kürzer dargeboten wird als Schwarz [BASLER, A.: Z. Sinnesphysiol. **58**, 88 (1927)].

Flimmerkontrastscheiben nach SHERRINGTON lehren¹. Für die Grenze des Flimmerns bzw. für die Verschmelzungsfrequenz erweist sich sonach nicht die objektive Lichtstärke (auch nicht die Wellenlänge) an sich, sondern die subjektive Helligkeit des Reizeffektes als entscheidend. — Das Flimmern betrifft in erster Linie die Helligkeit. Farbige und farblose oder verschiedenfarbige Lichter beanspruchen bei einem ganz charakteristischen Stärkenverhältnis ein Minimum an Verschmelzungsfrequenz. Die Flimmeräquivalenz entspricht angenähert einer Gleichheit an Helligkeit, speziell des farblosen Anteiles. Die darauf gegründete Bestimmung der Flimmerwerte (Flimmerphotometrie nach SCHAFFHÄUTEL [1855], ROOD [1893], SCHENCK [1896], POLIMANTI, BENDER²) ergibt — wie oben S. 370 ausgeführt — eine hinreichende Übereinstimmung mit den anderen Methoden, welche auf dem räumlich-zeitlichen Unterscheidungsvermögen beruhen und in ihren Ergebnissen den farbenauslöschenden Verfahren nahestehen — nicht so mit der Methode des direkten Vergleiches nach Eindruckshelligkeit und den ihr verwandten. Das Sehen im Flimmerlicht kann als ein Sehen mit relativ dunkeladaptiertem, und zwar momentendunkeladaptiertem Auge bezeichnet werden (EBBECKE). — Bei Benutzung farbiger Lichter nimmt sowohl der farbige wie der farblose Anteil Einfluß auf die Erscheinung des Flimmerns; bei wachsender Frequenz verschwindet zuerst das Farbenflimmern³, doch ist ein spezifischer Einfluß der Wellenlänge des Lichtes auf die Verschmelzungsfrequenz — neben der Helligkeit speziell der Weißvalenz — nicht nachzuweisen (PORTER), wenn auch bei Vergleich farbiger Pigmentlichter für Rot und Grün höhere Verschmelzungsfrequenzen angegeben wurden als für Gelb und Blau (13 und 26 pro 1'' bzw. 77 und 154 σ Intervallenzeit⁴).

Bezüglich der farbigen Eindrücke werden — im Gegensatz zu den farblosen — gewisse Verschiedenheiten zwischen zeitlicher und räumlicher Mischung angegeben⁵. — Während des Flimmerns bzw. bei Vorbeiführen mit verschiedener Winkelbeschleunigung können farblose Reize — neben dem MAXWELLSchen Fleck mit LÖWESchem Ring, neben der gitterförmigen Lichtschattenfigur PURKINJES sowie dem entoptischen Bilde der Netzhautgefäße bzw. der Strömungsfigur und des blinden Fleckes — subjektive Farben hervortreten

¹ SHERRINGTON, C. S.: J. of Physiol. **21**, 33 (1897). — GRÜNBAUM, O. F. F.: Ebenda **21**, 396 (1897); **22**, 433 (1898). — BURCH, J.: J. of Physiol. **25**, XVII (1900). — BALLEY-MAHET, L.: C. r. Soc. Biol. **89**, 1088 (1923). — SCHENCK, F.: Pflügers Arch. **64**, 165 (1896); **68**, 32 (1897). — Vgl. bereits E. v. BRÜCKE: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. II **49**, 1 (1864).

² ROOD, O. N.: Amer. J. of Sci. (3) **46**, 173 (1893); (4) **8**, 194 (1899). — SCHENCK, F.: Pflügers Arch. **64**, 607 (1896); **68**, 32 (1897). — HAYCRAFT, J. B.: J. of Physiol. **21**, 126 (1897). — RIVERS, W. H. R.: Ebenda **22**, 137 (1897). — BECHSTEIN: Z. Instrumentenkde **26**, 249 (1906). — POLIMANTI, O. (unter J. v. KRIES): Z. Psychol. u. Physiol. **19**, 83 (1899). — BRODHUN, E.: J. Gasbel. **39**, 594 (1896) — Naturwiss. **5**, 359 (1917). — LUMMER, O. u. E. BRODHUN: Z. Instrumentenkde **16**, 299, 305 (1896). — KRÜSS, H.: J. Gasbel. **47**, 129, 153 (1904); **49**, 386, 512 (1906). — LIEBENTHAL: Praktische Photometrie. Braunschweig 1907. — LANGFELD, H. S.: Z. Psychol. **53**, 113 (1909). — LUKIESH: Physic. Rev. **1914**, 1 — Colour and its applications, p. 138. New York 1921. — IVES (u. KINGSBURY): Philosophic. Mag. **31**, 290 (1916) — J. opt. Soc. Amer. **6**, 254, 343 (1922). — THÜRMEI, E.: Wied. Ann. **33**, 1139 (1918). — BENDER, H.: Z. Sinnesphysiol. **50**, 1 (1919). — Weitere Zitate s. bei H. PARSONS: Colour vision, 2. ed., p. 101, 102. Cambridge 1924.

³ LIEBERMANN, P. v.: Z. Sinnesphysiol. **45**, 117 (1911).

⁴ RUPP: Inaug.-Dissert. Königsberg 1869. — EXNER, S.: Pflügers Arch. **3**, 214, spez. 234 (1870). — LIEBERMANN, P. v.: Z. Sinnesphysiol. **45**, 117 (1911). — WEYER, E. M.: Wundts Philos. Stud. **15**, 67 (1899). — HARDY, A. C. (mit der Angabe von gleicher Verschmelzungsfrequenz für Fovea und Peripherie für blaues Licht, höherer zentraler für rotes): Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **6**, 222 (1920). — Vgl. dazu bereits die Kritik von H. v. HELMHOLTZ gegenüber PLATEAU und EMSMANN (Physiol. Optik, 1. Aufl., S. 344).

⁵ LEMPICKA, W. v.: Z. Sinnesphysiol. **50**, 217 (1918).

lassen, und zwar rötliche bei geringer, bläuliche bei großer Winkelbeschleunigung (FECHNER, v. BRÜCKE unter Verwendung einer schwarzen Archimedischen Spirale auf weißem Grund; BIDWELL, BENHAM — unter Angabe geeigneter Scheiben [vgl. Abb. 163], v. KRIES u. a.¹). Diese Erscheinungen bedürfen allerdings noch genaueren Studiums, speziell unter Berücksichtigung der chromatischen Stimmung des Auges; einige Fälle von Farbeninduktion durch „weißes“ Licht konnten auf Rotverstimmung zurückgeführt werden (EBBECKE).

Entsprechend dem TALBOTSchen Gesetze ist der Effekt von rhythmischer Einwirkung eines bestimmten Reizlichtes unterhalb der Flimmergrenze völlig unabhängig von der Periodenlänge und der Relation Reizdauer: Pause. So erscheint eine Scheibe, wie sie oben (Abb. 162) reproduziert wurde, dem fixierenden Auge gleichmäßig grau, wenn die Rotationsgeschwindigkeit zuerst für den äußersten Ring, dann für den nächsten usw. einen gewissen Grenzwert überschritten hat. Ebenso hat, wie oben (S. 435) auseinandergesetzt, unterhalb der Flimmergrenze rhythmische Einwirkung eines bestimmten Lichtes denselben Effekt wie kontinuierliche Einwirkung desselben Lichtes auf einer gewissen geringeren Intensitätsstufe. Die Anwendung von Phasenreizen z. B. mittels einer gefensterten Scheibe (Episkotister) ist somit im physiologischen Wirkungseffekte einer physikalischen Abschwächung desselben stetigen Reizlichtes gleich-

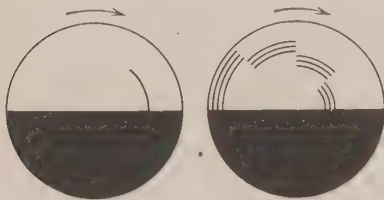


Abb. 163. BENHAMsche Scheiben zur Beobachtung der FECHNERSchen Flimmerfarben.

wertig. Ebenso wirken physisch abwechselnde Lichter so, als ob sie in abgeschwächter Intensität vereint und ständig das Auge trafen. Hievon wird bekanntlich in der Praxis der Flimmerphotometrie² sowie der sog. Farbenmischung (Kreismischung) sowie bei der stroboskopischen bzw. kinematographischen³ Darstellung von Bewegungen⁴ mannigfacher Gebrauch gemacht.

¹ FECHNER, G. TH.: Pogg. Ann. **45**, 227 (1838). — HELMHOLTZ, H. v.: Physiol. Optik, 1. Aufl., S. 380; 3. Aufl., **2**, 218. — BRÜCKE, E. v.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **49**, 1 (1864). — AUBERT, H.: S. 377 (1865). — BENHAM, Q. E.: Nature **51**, 113, 200 (1894). — BIDWELL, S.: Proc. roy. Soc. Lond. **56**, 337 (1894); **60**, 368 (1896); **61**, 268 (1897); **68**, 262 (1901). — BURCH, J.: J. of Physiol. **21**, 431 (1897). — BAGLEY: Amer. J. Psychol. **8**, 485 (1902). — PERCIVAL, STANLEY: Trans. ophthalm. Soc. **29**, 119 (1909). — KRIES, J. v.: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 245 (1905); Zusatz zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 374 (1911). — PIÉRON, H.: C. r. Soc. Biol. **86**, 922 (1922) — Année psychol. **23**, 1 (1923). — VENABLE, W. M.: Amer. J. physiol. Opt. **5**, 22, 170 (1924). — BAUMANN, C.: Pflügers Arch. **171**, 496 (1918). — EBBECKE, U.: Ebenda **185**, 196 (1920). — STEWART, G. N.: Amer. J. Physiol. **69**, 337 (1924). — PAULI, R. u. A. WENZL: Arch. f. Psychol. **48**, 470 (1924).

² Vgl. auch E. TH. v. BRÜCKE: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **84**, 425 (1891). — Andererseits bestimmten HAYCRAFT, J. B. [J. of Physiol. **21**, 126 (1897)] sowie RIVERS, W. H. R. [ebenda **22**, 137 (1897)] jene relativen Intensitäten verschiedenfarbiger Lichter, bei welchen diese die gleiche Frequenz — nicht ein verschiedenes Minimum derselben! — des Lichtwechsels beanspruchen, um eine stetige Empfindung zu erzeugen; die Autoren setzen die so erhaltenen Werte gleichfalls der Helligkeitsverteilung parallel. Vgl. auch die „Band“-Photometrie von JASTROW: Amer. J. Psychol. **4**, 201 (1891), ferner E. WOELFFLIN: Z. Sinnesphysiol. **59**, 55 (1928).

³ Bezüglich Theorie der Kinematographie vgl. speziell K. MARBE: Theorie der kinematographischen Projektionen. Leipzig 1910.

⁴ Hingegen ist der Bewegungseindruck selbst nicht an die Nachdauer der Erregung geknüpft: er besteht bei einer Pausenlänge (etwa 0,5'', ja bis 0,7 oder 0,8'') fort, bei welcher die Erregung bereits als abgeklungen (nach etwa 0,35'') betrachtet werden darf [BOURDON, B.: La perception visuelle de l'espace, p. 196. Paris 1902. — LINKE, P.: Wundts Psychol. Stud. **3**, 393 (1908) — Z. Psychol. **47**, 203 (1908) — Grundfragen der Wahrnehmungslehre. München 1918. — HILLEBRAND, F.: Z. Psychol. **89**, 209; **90**, 1 (1922)].

Zur Verhütung des Flimmerns bedarf es unter den gewöhnlichen Bedingungen einer Darbietung von mindestens 10 Bildern pro Sekunde — gewöhnlich werden 16—20 solcher in ruckweisem Wechsel verwendet. Da andererseits heute bereits (mit der sog. *Zeittlupe* von Ernemann-Dresden) leicht 500, ja bis zu 3000 oder 5000 Aufnahmen pro Sekunde gemacht werden können, so läßt sich eine registrierte Bewegung, ohne die Stetigkeit des Eindrucks zu verlieren, erheblich (leicht auf etwa $\frac{1}{25}$) verlangsamt zur Darstellung bringen¹.

Das Verhalten der Verschmelzungsfrequenz bei Benutzung beider Augen wird bei der Lehre vom Binokularsehen zu behandeln sein.

Eine Folge der Reaktionsträgheit des Auges ist ferner das Auftreten einer Reihe von nebeneinander stehenden Eindrücken, wenn eine intermittierende Lichtquelle — beispielsweise die Funkenstrecke eines Induktoriums — vor dem ruhenden Auge vorbeibewegt wird oder umgekehrt das Auge gegen die Lichtquelle bewegt wird². (Bei Bekanntsein der Intermitzenz kann, nebenbei bemerkt, auf Grund dieser Erscheinung die Geschwindigkeit der Bewegung, speziell der Blickbewegung, ermittelt werden.)

Die Wahrnehmung von Helligkeitsschwankungen von variabler Geschwindigkeit und Größe bedarf noch weiterer Untersuchung³.

B. Adaptation des Sehorgans.

1. Allgemeines.

Unser Sehorgan besitzt neben einer charakteristischen Reaktionsträgheit die fundamentale Eigentümlichkeit, seine Reizbarkeit nach Schwelle und Effektgröße entsprechend dem Wechsel der obwaltenden Beleuchtung, welcher schon unter gewöhnlichen Verhältnissen das Mehrtausendfache an Lichtstärke ausmacht, somit nach dem jeweiligen Beanspruchungsgrade abzustufen. Wir bezeichnen diese automatische Zustandsänderung, welche eine gewisse Zeit (sog. Anpassungszeit) erfordert, als *Anpassung*, *Adaptation* (AUBERT) oder *Regulation*, da sie auf einen ungemein wichtigen Nutzeffekt gerichtet erscheint — nämlich auf Konstanterhaltung der optischen Eindrücke der Außendinge bei Wechsel der Gesamtbeleuchtung. Dadurch wird erst die praktische Orientierung auf Grund des Wiedererkennens der Außendinge nach einer ihnen geradezu eigentümlich erscheinenden Helligkeit und Farbe ermöglicht⁴. So erscheint uns ein Blatt weißen Papiers bei (nicht zu schwacher) Morgen- und bei Mittagsbeleuchtung gleich „weiß“, Buchstaben darauf „schwarz“, obwohl die Beleuchtung im zweiten Falle auf etwa das 50fache gestiegen ist und die Druckerschwärze der Buchstaben nun etwa dreimal so viel Licht reflektiert als des Morgens der „weiße“

¹ Für Vorgänge, welche sich in regulärem Rhythmus wiederholen (Tropfenfall u. a.), wurde scheinbare Verlangsamung, ja Umkehrung schon vor längerer Zeit durch geeignetes Herausgreifen von Phasen erreicht. (HELMHOLTZ, H. v.: *Physiol. Optik*, 1. Aufl., S. 342; 3. Aufl., 2, 178.)

² EXNER, S.: *Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl.* III 65, 59 (1872). — Vgl. dazu die Beobachtungen von H. AUBERT: *Moleschotts Unters.* 5, 301 (1865) — S. 352 (1865); S. 511 (1876). — HELMHOLTZ, H. v.: *Physiol. Optik*, 1. Aufl., S. 342.

³ Vgl. L. S. STERN: *Z. Psychol. u. Physiol.* 7, 241 (1894).

⁴ Siehe A. TSCHERMAK: Über physiologische und pathologische Anpassung des Auges. Leipzig 1900. — HERING, E.: *G.-Z.* S. 15ff. — BRÜCKNER, A.: *Schweiz. med. Wschr.* 55, Nr 12 (1924). — Vgl. auch H. COHNS Satz: „Unser Auge selbst ahnt gar nicht die Differenzen im Tageslicht, welche das Photometer aufdeckt“ [*Graefes Arch.* 17 (2), 305 (1871) — *Beitr. Augenheilk. (Förster-Festschrift)*, S. 197. Wiesbaden (1895)]. Auch auf J. PIKLERs Auffassung der Sinnesempfindungen als Anpassungsreaktionen überhaupt, nicht als Erregungen, sei hingewiesen (*Sinnesphysiol. Untersuchungen*. Leipzig 1917).

Grund (HERING¹). Allerdings ist diese Umstellung keine vollkommene, indem bei Änderungen der Beleuchtungsstärke die Unterschiede an subjektiver Helligkeit nicht durchwegs unverändert bleiben. So werden bei Wachsen der Beleuchtung über ein gewisses Minimum hinaus alle Unterschiede an subjektiver Helligkeit größer als bei zu schwacher Beleuchtung, obwohl sich das Verhältnis der Lichtremission nicht geändert hat, die Relation der objektiven Lichtstärken konstant geblieben ist. Die angewachsene Helligkeit der Eindrücke der stark belichteten Netzhautstellen verschwärzlicht nämlich auf dem Wege des Kontrastes die Eindrücke der schwach belichteten Netzhautstellen bzw. das Eigen-grau und läßt daher die Buchstaben auf dem subjektiv heller gewordenen Grund dunkler und damit deutlicher erscheinen, obwohl sie nun sogar mehr Licht zurückwerfen als früher bei ganz schwacher Beleuchtung. Darauf ist im wesentlichen die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Beleuchtung, die relativ lange fortschreitende Besserung des Lesens bei wachsender Lichtstärke zu beziehen. Jedem Adaptationszustande entspricht eine optimale Beleuchtungsstärke, bei welcher das Maximum der Deutlichkeit des Sehens erreicht wird; bei übergroßer Intensität nimmt die Leistung wieder ab (HERING² — vgl. S. 371, Anm. 2, S. 391, 491 sowie das unten im Kapitel Raumsinn Ausgeführte).

In der oben geschilderten Selbststeuerung, speziell in der Erhöhung der Erregbarkeit bei Reizabschluß und in der Minderung bei Zunahme der Beanspruchung, kann man eine gewisse Ökonomie, im letzteren Falle eine Schutzmaßnahme gegen Erschöpfung erblicken. Infolge der Adaptation wirken sehr schwache Lichter nur als sog. Übergangsreize, nämlich zu Anfang und evtl. nach Abschluß — stärkere Lichter hingegen als Dauerreize, wenn auch mit abnehmendem Helligkeitseffekt. Nahe der Schwelle ist das Produkt von Lichtstärke und Einwirkungsdauer ein konstantes³. Unser Sehorgan ist demnach nicht einfach — wie die Bogengänge — als Differential-Reaktionsapparat zu klassifizieren, sondern vielmehr als Dauer- oder Zeitreagent, jedoch mit ausgesprochenem Adaptationsvermögen. Gerade beim Auge kommt der mögliche Einwand nicht in Betracht, daß die Adaptation des nervösen Apparates nur eine scheinbare wäre, indem der dauernde äußere Reiz einfach dadurch unwirksam würde, daß der reizvermittelnde Vorgang selbst zum Erlöschen kommt. — Der Adaptationsvorgang dürfte sich nicht auf die Peripherie beschränken, sondern auch subcorticale Stationen mitbetreffen⁴ — allerdings nur so weit, als beide Hälften des Sehorgans noch gesondert sind; verläuft doch die Adaptation bei einäugiger Beeinflussung oder Abschließung im allgemeinen ebenso wie bei zweiäugiger.

2. Hell-Dunkel- bzw. Weißadaptation und Wellenlängenelektivität.

Wir haben verschiedene Formen der adaptativen Zustandsänderung zu unterscheiden: einerseits sind es allgemeine, den ganzen Querschnitt des Seh-

¹ HERING, E.: G.-Z. S. 14 — unter Bestimmung der Remissionskoeffizienten der Druckerschwärze zu $\frac{1}{15}$ von jener des weißen Grundes.

² HERING, E.: G.-Z. S. 68 ff.

³ GILDEMEISTER, M.: Z. Sinnesphysiol. 48, 252 (1914).

⁴ BEHR, C. [Graefes Arch. 75, 201 (1910)], vertritt geradezu einen Reflexcharakter der Adaptationsvorgänge. Vgl. auch K. VOGELANG: Pflügers Arch. 203, 1 (1924). — MÜLLER, G. E.: Farbenblindheit S. 127 (1924). — HESS, W. R.: Klin. Mbl. Augenheilk. 75, 295 (1925) — (mit F. E. LEHMANN): Pflügers Arch. 211, 603 (1925) [im Gegensatz zu G. E. RUTGERS: Klin. Mbl. Augenheilk. 71, 589 (1923); 72, 8 (1924)]; ferner die Autoren, welche eine zentrale binokulare Summation im dunkeladaptierten Auge vertreten, so speziell H. PIPER und D. A. LAIRD (s. Kap. Raumsinn). Für eine zentrale Komponente auch der Lokaladaptation tritt K. DUNLAP ein [Amer. J. Physiol. 55, 201 (1920)].

organs gleichmäßig betreffende Veränderungen, und lokale, nur einzelne Querschnittsanteile oder zwar alle, jedoch ungleichmäßig betreffende, andererseits kommt die achromatische oder Hell-Dunkeladaptation und die Verstimmung durch farbige Lichter sowie die allgemeine chromatische Lichtwirkung in Betracht. Von diesen Veränderungen erscheint die allgemeine Hell-Dunkeladaptation¹ in einem gesonderten Abschnitte behandelt. Auch wurde in unserer obigen Darstellung bereits mehrfach auf dieses Gebiet Bezug genommen (speziell im Abschnitt über Dämmerungssehen S. 324 ff. Es muß daher genügen, hier zusammenfassend daran zu erinnern, daß bei Lichtabschluß eine allgemeine Steigerung² der Weißerregbarkeit, speziell der Schwellenreizbarkeit³ (d. h. der Empfänglichkeit für die Weißvalenz komplexer wie homogener Lichter) bis zu einem gewissen fortbestehenden Niveau eintritt. Diese Steigerung erfolgt jedoch in sehr ungleichem, elektivem Ausmaße, und zwar in Abhängigkeit von der Wellenlänge der einzelnen Strahlung, wobei die kurzwelligen, sog. grünen und blauen Lichter weitaus bevorzugt erscheinen gegenüber den langwelligen, sog. roten und gelben Lichtern (etwa im Verhältnisse von 5000 : 36 — nach BEST). Dabei erreicht die Zunahme der Empfindlichkeit, welche nicht einfach der jeweiligen Reizschwellengröße (PIPER), sondern deren Logarithmus (FUJITA, BEST) umgekehrt proportional zu setzen ist, für kurzwellige Strahlungen rascher ihr Maximum, während jene für langwellige Strahlungen noch fortgeht. Die Anstiegskurve zeigt nach steilem Beginn im Initialstadium bald entsprechend dem sog. kritischen Stadium (zwischen 3'—10' — vgl. oben S. 424) eine Verzögerung bzw. einen charakteristischen Knick, welcher beim Ausgehen von genügender Helladaptation deutlich ist und auch bei Benutzung roten Lichtes wie auch innerhalb der Fovea hervortritt. Hierauf folgt ein neuerliches Stadium steilen Anstieges, endlich ein solches langsamen Anstieges bis zur Endhöhe, welche die individuell verschiedene Adaptationsgröße bezeichnet. — Eine Folge jener nach dem physikalischen Index der Wellenlänge abgestuften Ungleichmäßigkeit ist die Abhängigkeit farbloser optischer Gleichungen vom Adaptationszustande. So wird bei Dunkeladaptation, nicht bei Minderung der Lichtstärke an sich, eine im Hellzustande hergestellte farblose Gleichung aus Spektralrot + Blaugrün = Gelb + Blau oder unzerlegtem Tages- oder Lampenlicht unrichtig, indem die erstere Hälfte deutlich heller erscheint. Das Umgekehrte gilt von einer Gleichung Gelbgrün + Violett = Gelb + Blau oder unzerlegtem Tages- oder Lampenlicht (vgl. oben S. 397). Für den Farbentüchtigten muß dabei immer ein relativ benachteiligtes Licht (z. B. Spektralrot) mit einem relativ begünstigten Licht kombiniert werden⁴; für den Rotgrünblinden ist hingegen ein Vergleich eines komplementären Binärgemisches mit

¹ Vgl. speziell die monographische Darstellung A. TSCHERMAKS: *Erg. Physiol.* **1** (2), 695 (1902).

² Daß dieselbe — wenigstens nach Ausweis der Schwellenerregbarkeit, und zwar infolge von Komplikation durch das Eigenlicht — nicht eine absolut stetige ist, sondern zeitweise Remissionen vorkommen, hat bereits H. AUBERT (1865, S. 38) beobachtet.

³ Vgl. das oben S. 321, 325 Bemerkte sowie H. FEILCHENFELD, welcher die Empfindlichkeitszunahme bei höheren Lichtstärken rasch geringer werdend findet [*Z. Sinnesphysiol.* **44**, 51 (1910)].

⁴ C. LADD-FRANKLIN [*Z. Psychol. u. Physiol.* **4**, 211 (1892) — *Mind*, N. s. **2**, Nr 8, 473 (1893); **3**, Nr 9, 98 (1894) — *Nature* **48**, 517 (1893)] und H. EBBINGHAUS [*Z. Psychol. u. Physiol.* **5**, 145 (1893)]; vgl. auch A. KÖNIG: *Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl.* **1887**, 311. — BRODHUN, E.: *Z. Psychol. u. Physiol.* **5**, 323 (1893). — TONN, E.: *Ebenda* **7**, 279 (1894). — ARPS: *J. of exper. Psychol.* **2**, 41 (1917). — Für Farbentüchtige, und zwar an rein farblosen Gleichungen zuerst erwiesen von A. TSCHERMAK (zugleich umfassende Literatur): *Pflügers Arch.* **70**, 297 (1898); **82**, 559 (1900); H.-D.-A. spez. S. 724 ff. (1902) — bestätigt für das extrafoveale Sehen von J. v. KRIES u. W. A. NAGEL (unter der Bezeichnung „PURKINJESCHES Phänomen bei gleichfarbigen Lichtern“): *Z. Psychol. u. Physiol.* **23**, 161 (1900) — Nagels *Handb. d. Physiol.* **3**, 177 (1905).

dem homogenen Lichte des neutralen Punktes im Spektrum möglich, so daß auf der letzteren Seite ein begünstigtes Licht allein steht. Aus diesem Verhalten ist der bedeutsame Schluß zu ziehen, daß die Weißvalenzkurve im Hellauge und im Dunkelauge eine qualitative Verschiedenheit, eine differente Form aufweist (TSCHERMAK — vgl. S. 340 Abb. 133, 135). Auch die unvollständigen binär-homogenen Tongleichungen, wie die Rayleigh-Gleichung¹ für Farbentüchtige wie Farbenblinde und die vielfach zur unvollkommenen Eichung des Spektrums für Rotgrünblinde benutzte Gleichung² Rot + Violett (Blau) = je 1 Zwischenlicht, erweisen sich als vom Adaptationszustande abhängig, nicht — wie früher angenommen — von der Lichtstärke an sich. Die erörterte adaptative Abhängigkeit optischer Gleichungen zeigt sich natürlich nur bei tatsächlicher physikalischer Verschiedenheit der beiden verglichenen Lichter, welche hinwiederum bei farblosen Kreiselgleichungen, z. B. Rotpapier + Grünpapier = Gelbpapier + Blaupapier = unzerlegtes Tageslicht, nahezu fehlt. Diese Abhängigkeit ist im indirekten Sehen sehr beträchtlich, fehlt aber auch in der Fovea nicht (nach TSCHERMAK), während sie v. KRIES und NAGEL³ dortselbst vermißten. Auch bei Vergleich verschiedener Grade von Dunkeladaptation ergibt sich eine gewisse Abhängigkeit von farblosen Gleichungen, wie sie innerhalb des farblosen Intervalls zwischen homogenen Lichtern möglich sind (STEGMANN⁴). Infolge der adaptativen Abhängigkeit optischer Gleichungen zwischen verschiedenartigen Lichtern sind photometrische Angaben für verschieden geartete Lichtquellen, welche ohne Rücksichtnahme auf den Adaptationszustand des Beobachters gemacht zu werden pflegen, mehr oder minder problematisch. Jedenfalls bedarf dieses „subjektive“ Moment für die Photometrie, auch für die Größen- bzw. Helligkeitsklassifizierung der Sterne größerer Berücksichtigung. Hingegen erweisen sich — wie bereits (S. 397) betont — vollkommen farblose Gleichungen wenigstens innerhalb der einwandfrei verwendbaren Grenzen, speziell unterhalb einer die Dunkeladaptation rasch zerstörenden Intensität, aber doch bei Lichtstärken, bei denen auch bereits das helladaptierte Auge zu sehen vermag, als unabhängig von der Lichtstärke (TSCHERMAK). Reine Steigerung der Weißerregbarkeit bei Lichtabschluß ohne Wellenlängenelektivität, d. h. bloße allgemeine Helligkeitszunahme ohne Veränderung der charakteristischen Helligkeitsverteilung im dauernd farblos gesehenen Spektrum besteht beim typischen Totalfarbenblinden (HESS und HERING⁵), für welchen ja schon im Helladaptationszustande im wesentlichen dieselbe spektrale Helligkeitsverteilung besteht wie für den Farbentüchtigen im Zustande vollendeter Dunkeladaptation (vgl. oben S. 331). Hingegen verlaufen beim Farbentüchtigen beide

¹ Zuerst von E. ALBERT [Wied. Ann. **16**, 129 (1882)] bemerkt, jedoch auf die Minimierung der Lichtstärke bezogen. KRIES, J. v. u. W. A. NAGEL [Z. Psychol. u. Physiol. **23**, 161 (1900)] verwendeten die Tongleichung $L_{670} + L_{540} = L_{589}$, die sie allerdings als vollkommen betrachteten, und vermißten an ihr wie an der Weißgleichung (Spektラルrot + Blaugrün = Gelb + Blau) eine adaptative Alteration bei zentraler Fixation auf kleinem Feld.

² KÖNIG, A. (unter Beziehung auf bloße Lichtstärkenminderung): Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **1896**, 945. — KRIES, J. v.: Z. Psychol. u. Physiol. **9**, 81, spez. 97 (1896). — NAGEL, W. A. ebenda **12**, 1, spez. 17, 25 (1896).

³ KRIES, J. v. u. W. A. NAGEL: Z. Psychol. u. Physiol. **23**, 161 (1900). — NAGEL, W. A.: Zusatz zu Helmholtz: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 308, 325 (1911).

⁴ KRIES, J. v. (mit R. STEGMANN): Z. Psychol. u. Physiol. **25**, 225 (1901).

⁵ HESS, C. u. E. HERING: Pflügers Arch. **71**, 105 (1898). — MAY, B. (unter W. A. NAGEL): Z. Sinnesphysiol. **42**, 69 (1907). Anders bei atypischer, erworbener Totalfarbenblindheit! — Eine geringgradige Abhängigkeit optischer Gleichungen vom Adaptationszustande für einen typisch Totalfarbenblinden gibt A. W. NAGEL an [Zusatz zu Helmholtz: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 328 (1911)], während J. v. KRIES [Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 190 (1905)] weder bei Wechsel der Lichtstärke noch bei solchem des Zustandes Alterationen fand.

Vorgänge tatsächlich kombiniert, doch sind sie vielleicht nicht absolut gekoppelt, so daß neben der ungleichmäßigen Empfindlichkeitssteigerung eine anelektive, gleichmäßige erfolgen könnte¹. Prinzipiell könnte man wohl Wellenlängelektivität, d. h. ungleichmäßige Änderung der Weißerregbarkeit in Abhängigkeit von der Wellenlänge der verwendeten Prüflichter und eigentliche Weißadaptation, d. h. anpassungsmäßige oder ökonomische allgemeine gleichmäßige Abstufung der Weißerregbarkeit, ohne Abhängigkeit von der Wellenlänge der verwendeten Prüflichter, unterscheiden. — Das Dunkelauge, für welches eine charakteristische Weißreizbarkeit nach Schwelle und Effektgröße bzw. eine bestimmte Weißvalenzkurve zutrifft und ganz bestimmte farblose optische Gleichungen gelten, unterliegt sonach bei länger dauernder Einwirkung komplexer, farblos erscheinender Lichter — aber auch bei Einwirkung farbiger Lichter entsprechend deren Weißvalenz — einerseits einer elektiven Veränderung, indem die Weißerregbarkeit gegenüber den verschiedenen Strahlungen je nach ihrer Wellenlänge in verschiedenem Grade beeinflußt, und zwar herabgesetzt wird, und zwar gegenüber kurzwelligen Strahlungen weit mehr als gegenüber langwelligen. Dieser Vorgang sei als Wellenlängelektivität bei Helladaptation bezeichnet. Andererseits erfolgt dabei eine allgemeine Abnahme der Weißerregbarkeit überhaupt, die als Hell- oder Weißadaptation im engeren Sinne bezeichnet sei. Die letztere bestimmt die charakteristische Weißreizbarkeit des helladaptierten Auges nach absoluter Schwelle und Effektgröße, die erstere die charakteristische Veränderung der relativen Weißvalenzkurve (aus WV_D zu WV_T bzw. E_D in E_T — vgl. Abb. 133, 135, 147) und der farblosen optischen Gleichungen entsprechend der Wellenlänge der benutzten Lichter. Die Wellenlängelektivität ist offenbar im retinalen Reizvermittlungsapparat — etwa in photochemischen Sehstoffen — begründet.

Endlich sei nochmals die starke regionale Verschiedenheit — allerdings ohne Sprunghaftigkeit (HESS, BEST u. a.) — im Ausmaße der Hell-Dunkel-Adaptation zwischen direktem und indirektem Sehen hervorgehoben. Sinkt doch bei Dauerbelichtung des zuvor abgeblendeten Auges die Schwellenerregbarkeit und der Helligkeitswert außerhalb der Fovea weit stärker als innerhalb derselben, wie umgekehrt eine Steigerung der Licht- bzw. Weißempfindlichkeit im Netzhautzentrum (bis auf etwa das 20fache) durch Lichtabschluß erst nachweisbar ist, wenn man von guter Helladaptation ausgeht (vgl. oben S. 325, Anm. 3). In der sehr starken Steigerung gegenüber kurzwelligen Lichtern ist dabei die extrafoveale Region weitaus überlegen, nicht so in der mäßigen Steigerung gegenüber langwelligen Strahlungen (BEST). Ebenso erfahren farblose Gleichungen parazentral eine deutlich stärkere Alteration als zentral (TSCHERMAK). Abgesehen von dem Einflusse auf die absolute Reizschwelle und das Helligkeitsmaximum wirkt die Dunkeladaptation in charakteristischer Weise auf den zeitlichen Verlauf der Gesichtsempfindung — nämlich primär verlangsamen, sodann im kritischen Stadium beschleunigen, sekundär wieder verlangsamen auf die Empfindungszeit, ferner durchwegs versteinend auf das Anklingen der Empfindung, verlängernd auf die Empfindungsdauer (vgl. S. 424, 432, 427). Bezüglich des Einflusses auf die Nachreaktion sei auf die spätere Darstellung verwiesen (S. 470). Lichtabschluß bzw. Dunkeladaptation des einen Auges ist ohne Wirkung auf das andere (seit CHARPENTIER allgemein angenommen; von FEILCHENFELD² einiger-

¹ Allerdings brächte schon bloße Konzentrationszunahme eines und desselben Reizvermittlers oder Sehstoffes, beispielsweise des Sehpurpurs, schon eine gewisse Alteration von Gleichungen verschiedener Lichtarten an Absorptions- oder Bleichungsgröße mit sich (zuerst von A. TSCHERMAK [1897], zitiert auf S. 443, Anm. 4, hervorgehoben, dann auch von J. v. KRIES [1901], zitiert auf S. 444, Anm. 4).

² FEILCHENFELD, H.: Z. Sinnesphysiol. 44, 51, spez. 57 (1910).

maßen bezweifelt; F. ALLEN bezüglich Farbenempfindlichkeit contra — vgl. unten S. 452, Anm. 3¹).

Daß mit Lichtabschluß des Auges, also gleichzeitig mit Dunkeladaptation, eine im allgemeinen bestehende farbige Verstimmung zurückgeht und in der Regel schon binnen weniger Minuten (2,5—5', höchstens 10') der Neutralstimmung Platz macht, wird gleich näher auszuführen sein. Die gleichzeitig eintretende Steigerung der Weißerregbarkeit, und zwar unter Wellenlängenelektivität, bedeutet allerdings für Farbensinnuntersuchungen eine gewisse Komplikation.

Während ein Einfluß der Dunkeladaptation im Sinne von Erniedrigung der generellen, d. h. farblosen Schwelle für alle Lichtarten, am geringsten für langwelliges Licht, übereinstimmend gesichert ist, lauten die Angaben der einzelnen Untersucher bezüglich der spezifischen, d. h. farbigen Schwelle recht verschieden. Während CHARPENTIER und SHERMAN² keine Veränderung derselben, also Gleichbleiben mit der Schwelle des Hellauges überhaupt fanden, konstatierte HILLEBRAND³ für sich sogar eine Zunahme der Farbschwelle, indem er mit absolut dunkeladaptiertem Auge das Spektrum auf einer Intensitätsstufe noch farblos sah, bei welcher dasselbe für das Hellauge bereits überschwellig, und zwar farbig erschien. Endlich hat eine Reihe von Untersuchern umgekehrt eine Senkung der Farbschwelle bei Lichtabschluß angegeben (TREITEL⁴ u. a.). Diese Divergenz ist wohl in erster Linie auf individuelle Verschiedenheiten der Dunkeladaptationsgröße zu beziehen. — Für die spezifische Farb-Zeit-Schwelle wird Erniedrigung durch Dunkeladaptation angegeben, wenn auch deutlich nur für rotes Licht (vgl. oben S. 356).

Von der Dauer-Dunkeladaptation, wie sie bei Lichtabschluß von mehreren Minuten oder Stunden erfolgt, ist als sog. *Momentan-Dunkeladaptation* (HERING⁵) zu unterscheiden eine gewisse, allerdings noch nicht erschöpfend studierte Umstellung des Auges, wie sie bei einem Zustand nicht zu vorgeschrittener Helladaptation bereits durch allgemeinen Lichtabschluß von wenigen Sekunden erfolgt. Entscheidend ist dabei der Wechsel der Gesamtbeleuchtung des Beobachtungsraumes, nicht aber genügt dazu allein schon eine bloß auf die Reizfläche beschränkte Veränderung der Lichtintensität. Es wird dabei ein Wechsel von Tagessehen und unvollkommenem Dämmerungssehen herbeigeführt, so daß

¹ ALLEN, FRANK: Amer. J. Physiol. **5**, 341, 420 (1924). — Siehe hingegen H. GOLDMANN (unter TSCHERMAK): Pflügers Arch. **210**, 70, spez. 109 (1925).

² CHARPENTIER, A.: Arch. d'Ophtalm. **4**, 291, spez. 293 (1884). — SHERMAN, F. D.: Wundts Philos. Stud. **13**, 434 (1898). — Vgl. auch W. KÜHNE. Th. LEBER, speziell W. KOSTER: Graefes Arch. **41** (2), 1, spez. 19 (1895).

³ HILLEBRAND, F.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **98**, 70 (1889).

⁴ TREITEL, TH.: Graefes Arch. **33** (2), 73, spez. 83 (1887). — LOESER, O.: Z. Psychol. u. Physiol. **36**, 15 (1904). — BOSWELL, F. P., hat zunächst [unter W. A. NAGEL — Z. Sinnesphysiol. **41**, 364 (1906)] angegeben, daß die Schwelle für rote Farbe im dunkeladaptierten Auge etwas niedriger sei als im helladaptierten Auge, sowie daß die Schwelle des Farbig-erscheinens homogener Lichter, auch roten Lichtes, erniedrigt werde durch die „bahnend“ wirkende Beimischung einer auf das dunkeladaptierte Auge stark wirksamen Strahlung, sei diese homogen — beispielsweise L_{500} — oder gemischt, beispielsweise unzerlegtes farbloses Licht. In einer späteren Untersuchung [Z. Sinnesphysiol. **42**, 299 (1908)] konnte derselbe Autor eine Veränderung der Farbschwelle durch Dunkeladaptation nicht bestätigen. Sodann hat F. W. EDRIDGE-GREEN [Brit. J. Ophthalm. **4**, 912 (1920)] angegeben, daß ein nach kurzer Dunkeladaptation farblos erscheinendes Spektrum von bestimmter Intensität nach längerem Lichtabschluß wieder farbig erscheine. Eine Zunahme der Farbenempfindlichkeit während des Lichtabschlusses vertreten auch A. KOHLRAUSCH, W. DIETER u. G. ABELSDORF: Pflügers Arch. **196**, 118 (1922); vgl. auch A. MAYER: Inaug.-Dissert. Freiburg 1903. — BURCH, G. J.: Proc. roy. Soc. Lond. B **76**, 199 (1905). — PIER, W. A.: Knowledge **34**, 426 (1911).

⁵ HERING, E.: Pflügers Arch. **60**, 519 (1895). — EBBECKE, U.: Ebenda **185**, 196 (1920). — NOLDT, F.: Z. Psychol. **97**, 32 (1925).

in beschränktem Umfange das farblose Intervall und das PURKINJESche Phänomen auftritt. Es liegt gewiß nahe, bei der Momentan-Dunkeladaptation die Umschaltung vom Tages- auf Dämmerungssehen darauf zu beziehen, daß eine Hemmung in Wegfall kommt, welche vom Vermittlungsapparat für Tagessehen auf den Vermittlungsapparat für Dämmerungssehen ausgeübt wird. Näheres wird im Kapitel über Theorie des Farbensinnes auszuführen sein.

Als Gegenstück zu der eben betrachteten Dunkeladaptation an schwache Lichtreize ist die Helladaptation an hohe Beleuchtungsgrade nicht minder zu bewerten (speziell studiert von LOHMANN¹, und zwar an der Reiz- und der Unterschiedsschwelle¹). Eine Normierung der Helladaptation ist gewiß zu erstreben, wenn auch individuelle Unterschiede eine solche erschweren und beschränken. Jedenfalls ist dabei ein auf möglichst große Fläche gleichmäßig zerstreutes Licht von genügender Konstanz und gesicherter chromatischer Neutralität (vgl. unten S. 344, 451, 456, 460) zu verwenden. Das gewöhnlich zur Helladaptation benutzte Tageslicht genügt allerdings diesen beiden Bedingungen nicht².

3. Farbige Verstimmung und allgemeine chromatische Lichtwirkung³.

a) Farbige Verstimmung.

α) Allgemeine Gesetze.

Setzt man ein mäßig gefärbtes Glas vor das Auge, so sieht man weiße Objekte zunächst in der Farbe des Glases, farbige so, als ob diese Farbe darübergelegt wäre, speziell gegenfarbige relativ dunkel und unsatt. Allmählich verschwindet die Farbe des Glases, und man sieht Weißes wieder weiß, Farbiges „richtig“ gefärbt — wenn auch nicht genau so wie zuvor. (Bei plötzlichem Wegziehen des Glases erscheint ein weißer Grund zunächst überlaufen von der Farbe des negativen Nachbildes.) Bei Einwirkung eines spektralen Lichtes, erscheint

¹ LOHMANN, W.: Z. Psychol. u. Physiol. **41**, 290 (1907) — Pflügers Arch. **143**, 567 (1912). — Vgl. auch SCHNEIDER, Sr.: Wundts Psychol. Stud. **7**, 209 (1912).

² Gegenüber dem Vorschlag von K. DRUCKER und W. TRENDLENBURG [Klin. Mbl. Augenheilk. **76**, 776 (1926)], die Helligkeit des Himmels in mittleren Breiten an einem klaren Sommertag um die Mittagszeit für die Normierung zu verwenden — zumal dies bereits einen recht hohen Grad von Helladaptation ergäbe; vgl. auch die von den genannten Autoren angegebene Normierungslampe.

³ Vgl. dazu speziell J. v. KRIES: Arch. (Anat. u.) Physiol. **1878**, 503; **1887**, 113; **1888**, 381 — Sitzgsber. Freiburg. naturforsch. Ges. **12** (1898) — Theoretische Studien über die Umstimmung des Sehorgans. Festschr. d. Univ. Freiburg, S. 145 (1902) — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 208, 215, 217 (1905) — Zusatz zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 365 (1911). — HERING, E.: Pflügers Arch. **42**, 488 (1888); **94**, 533 (1903). — HESS, C.: Graefes Arch. **36** (1), 1 (1890); **39** (2), 45 (1893). — BOHN: C. r. Acad. Sci. **132**, 173 (1901). — VOESTE, H. (unter J. v. KRIES): Z. Psychol. u. Physiol. **18**, 257 (1902). — BURCH, J. (unter Bestreitung der Selbständigkeit der Gelbempfindung): Philos. Trans. roy. Soc. B **191**, 1 (1898) — Proc. roy. Soc. Lond. **66**, 206 (1900). — BÜHLER, C. (unter J. v. KRIES): Inaug.-Dissert. Freiburg 1903. — WIRTH, W.: Wundts Philos. Stud. **16**, 465 (1900); **17**, 311 (1901); **18**, 563 (1903) — Arch. f. Psychol. **46**, 125 (1924). — ALLEN, FRANK: Physic. Rev. **11**, 257 (1900); **28**, 45 (1909) — Philosophie. Mag. **38**, 55, 81 (1919) — Amer. J. physiol. Opt., 1. April (1920); **5**, 341, 420 (1924). — EDRIDGE-GREEN, F. W. (mit MARSHALL): Trans. ophthalm. Soc. **29**, 211 (1909) — (mit A. W. PORTER): Proc. roy. Soc. Lond. B **85**, 434 (1912); **86**, 110 (1913) — Ann. of Ophthalm. **22**, 464 (1913) — BRÜCKNER, A.: Arch. Augenheilk. **85**, 1 (1919). — TROLAND, L. Th.: J. of exper. Psychol. **4**, 344 (1921). — GOLDMANN, H. (unter TSCHERMAK) (I): Pflügers Arch. **194**, 490 (1922); (II) ebenda **210**, 70 (1925). — HAMILTON, W. F. u. H. LAURENS (Tonunterschiedsempfindlichkeit nach farbiger Ermüdung): Amer. J. Physiol. **65**, 56 (1923). — GELHORN, E. u. G. FABIAN (Einfluß farbiger Verstimmung auf die Unterschiedsschwelle für Farbintensitäten): Pflügers Arch. **214**, 274 (1926) — vgl. auch Z. Neur. **108**, 481 (1927). — SCHUBERT, G. (unter TSCHERMAK): Pflügers Arch. **220**, 82 (1928). — Über Farbenverstimmung bei Dichromaten bzw. Rotgrünblinden vgl. W. NAGEL: Z. Sinnesphysiol. **44**, 5 (1910).

Farbiges bloß in Abstufungen der entsprechenden Spektralfarbe, nicht in einer davon abweichenden Eigenfarbe. — Es rufen eben alle farbigen Lichter, abhängig von ihrer farbigen Valenz, eine farbige Verstimmung des Sehorgans hervor. Dieselbe äußert sich in einer Veränderung der spektralen Farbentonverteilung bzw. in einer Verschiebung der Kardinalpunkte im Spektrum (in welchem allerdings das Urrot fehlt) oder im vollständigen Farbenkreis. Diese Punkte zeigen, wie erwähnt (vgl. S. 342, 446), schon nach relativ kurzem Lichtabschluß, gleichgültig, welches Licht zuvor eingewirkt hatte, eine ganz bestimmte und für jedes Individuum charakteristische Primär- oder Neutrallage. Durch nunmehrige Einwirkung eines farbigen Lichtes tritt sehr rasch eine farbige Verstimmung ein, welche bereits nach etwa 80 Sekunden das mögliche Maximum erreicht hat und weiterhin konstant bleibt. Die Maximalverschiebung der Kardinalpunkte nach einer Sekundär- oder Verstimmungslage fällt bei höherer Lichtintensität stärker aus, und zwar für Urgelb weniger stark als für Urgrün, und wächst auch mit der Größe des der Verstimmung unterliegenden Netzhautbezirkes. — Durch ein urfarbiges Licht, gleichgültig, ob physikalisch homogen oder komplex, wird bei neutraler Stimmung der betreffende Kardinalpunkt ebenso wie der gegenfarbige

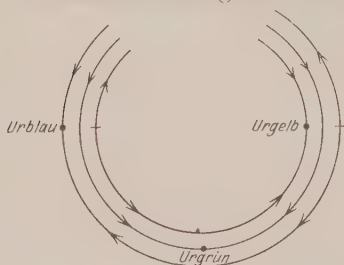


Abb. 164. Diagramm des Sinnes der Verschiebung der Kardinalpunkte durch Verstimmung mit urfarbigen Lichtern (Urgelb, Urgrün, Urblau).

selbst nicht verschoben, d. h. der Eindruck des betreffenden Lichtes verliert bei längerer Einwirkung zwar an Sättigung, verändert jedoch seinen Farbenton nicht, wohl aber rücken die beiden disparatfarbigen Kardinalpunkte an den erstgenannten heran (vgl. Abb. 164). So verschiebt Einwirkung von neutral oder primär urrotem Licht, gleichgültig, ob binär oder komplex gemischt, das Urrot selbst sowie das Urgrün nicht, wohl aber das Urgelb und das Urblau gegen das Urrot im Farbenkreis hin, also im Spektrum ersteres nach der langwelligen Seite, z. B. von L_{570} nach L_{590} , letzteres nach der kurzwelligen, z. B. von L_{470} nach L_{460} (vgl. Abb. 165, in welcher die Valenzkurven ebenso wie oben in Abb. 133 nur grobschematisch gehalten sind). Ebenso wird durch Verstimmung mittels neutralen Urgelbs Urgelb selbst und Urblau nicht verschoben, wohl aber Urrot und Urgrün, und zwar gegen Urgelb zu, also das letztere nach der langwelligen Seite, z. B. von L_{500} nach L_{510} , und das Urrot in der Weise, daß nunmehr weniger blaues Licht neben Spektralrot gefordert wird. Durch Verstimmung mittels Rotgelb endlich resultiert eine Verschiebung aller vier Kardinalpunkte nach dem Orange selbst hin, z. B. des Urgelb von L_{570} nach L_{580} , des Urgrün von L_{500} nach L_{510} , des Urblau von L_{470} nach L_{460} .

Durch Verstimmung mittels einer primären Urfarbe ändert sich der Maßstab in der gleichnamigen und der gegennamigen Hälfte des Tonkreises, indem die beiden der Urfarbe benachbarten Quadranten schrumpfen, hingegen die der Urfarbe nicht benachbarten schwellen. Es verlieren eben alle Intermediärlichter zwischen den von Urfarbe und Gegenfarbe bezeichneten Kreispolen an mit der Urfarbe gleichnamiger Valenz und gewinnen an gegennamiger Valenz. Das Verhältnis der geänderten farbigen Valenzen zueinander entscheidet über den Farbenton, das Verhältnis der beiden veränderten farbigen Valenzen zur Weißvalenz über die Sättigung. Letztere nimmt für die Urfarbe fortschreitend ab, evtl. bis zum Farbloswerden, ja zum schließlichen Hervortreten der bereits der Nachreaktion angehörigen Gegenfarbe. Verstimmung mittels einer Mischfarbe verrückt, wie gesagt, alle vier Kardinalpunkte zugleich, bewirkt also eine allgemeine Maßstabänderung, wobei der gleichnamige Quadrant des Farbentonkreises

schrumpft, der gegennamige schwillt; ebensolches macht Einwirkung eines sekundär urfarbigen Lichtes. Nur bei mischfarbigen Lichtern mit genau gleichen disparatfarbigen Valenzen ist eine nach dem subjektiven Maßstabe „symmetrische“ Schrumpfung bzw. „symmetrische“ Verlagerung der Kardinalpunkte zu erwarten, für alle anderen Mischfarben hingegen „Asymmetrie“. Auf diesem Wege wäre die Feststellung von Gleichheit disparatfarbiger Valenzen und damit eine Bestimmung der farbigen Valenzkurven im Spektrum möglich (vgl. S. 342). (Auf den Farbenton des negativen Nachbildes hat farbige Verstimmung den gegenteiligen Einfluß: ist die Verstimmung durch ein urfarbiges Licht bewirkt, so werden bezüglich der Nachreaktion die beiden benachbarten Quadranten zur Schwellung, die anderen zur Schrumpfung gebracht. Bei mischfarbiger Verstimmung erscheint bezüglich Nachreaktion der zugehörige Quadrant geschwellt, der gegenfarbige geschrumpft. Vgl. unten S. 475, Abb. 169.)

Es ergibt sich die allgemeine Regel, daß die vier Kardinalpunkte innerhalb des Farbentonkreises auf dem kürzesten Wege gegen das verstimmende Licht hin verschoben werden (HESS, VOESTE, GOLDMANN¹). Ja, bei richtiger Wahl und Intensität des verstimmenden Lichtes kann die Verschiebung eines Kardinalpunktes sogar über den Ort dieses Lichtes selbst im Spektrum hinausgehen — beispielsweise durch Verstimmung mit L_{492} (bläulichgrün) das Urgrün von 504 über 492 hinaus bis 490 wandern! Am stärksten ist die Verschiebung durch das Licht des benachbarten Kardinalpunktes (so für Urgrün durch Urgelb bzw. etwa L_{570} und

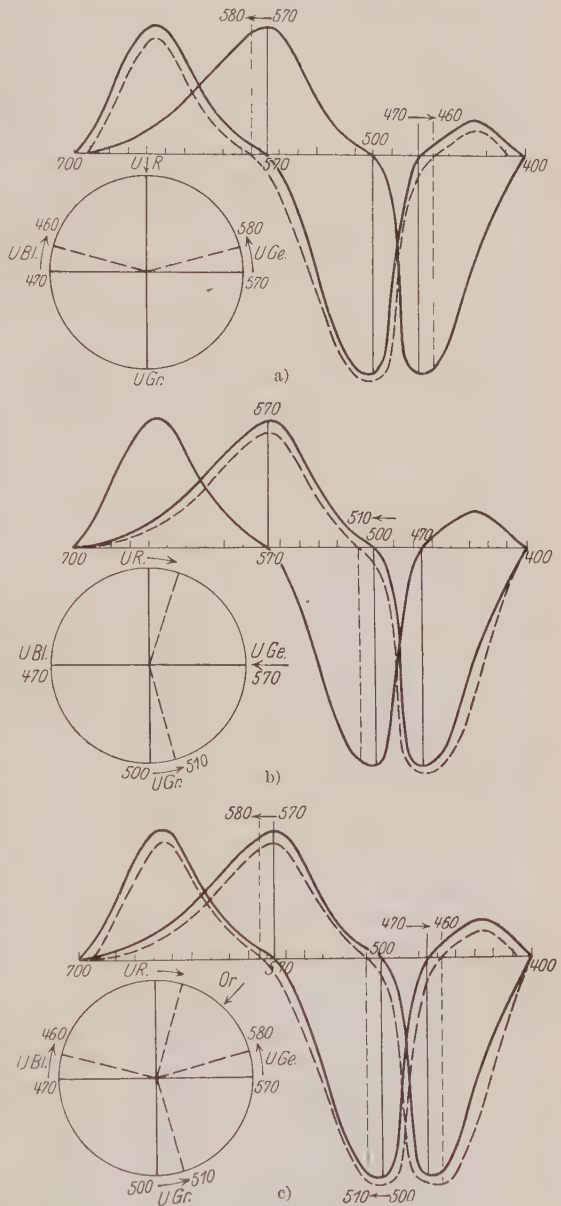


Abb. 165. Diagramm der Änderung der spektralen Valenzkurven und der Lage der Kardinalpunkte im Farbentonkreis bei Verstimmung a) durch Urrot, b) durch Urgelb, c) durch Orange.

¹ HESS, C.: Graefes Arch. **36** (1), 1 (1889). — VOESTE, H. (unter Bestimmung von 560, 496, 465 $\mu\mu$ als toninvarianter Lichter in Übereinstimmung mit älteren Beobachtungen von J. v. KRIES): Z. Psychol. u. Physiol. **18**, 257 (1902). — GOLDMANN, H.: (II) spez. S. 81 (1925). — SCHUBERT, G. (mit Angabe bezüglich individueller, vielleicht typenmäßiger Unterschiede): Pflügers Arch. **220**, 82 (1928).

Urblau bzw. etwa L_{470}); für die unvollständige Farbenfolge des Spektrums ergibt sich noch ein weniger ausgeprägtes Maximum der verstimmenden Wirkung gegen das langwellige Spektralende zu, um etwa L_{650} . Zu beiden Seiten eines Maximums lassen sich bestimmte Lichter feststellen, welche *dieselbe*, d. h. gleichsinnige und gleich große Verschiebung der Kardinalpunkte bewirken; diese Wirkungsgleichheit oder Affinität bleibt auch bei Wachsen der Gesamtintensität des Spektrums bis zu einer gewissen Grenze bestehen. Bei Untersuchung der jeweiligen Lage des Urgelb ergeben sich in den beiden Endquadranten des Spektrums zwei gleichgerichtete Maxima, daher nicht bloß je zwei, sondern theoretisch vier, praktisch drei solche an Verschiebungseffekt gleichwertige Lichter. — Auch fällt die Verschiebung des Urblau durch mischfarbig grüne Lichter bzw. Strahlungen zwischen 570 und 470 deutlich kleiner aus als die Verschiebung des Urgelb, während mischfarbig rötliche Lichter bzw. Strahlungen > 570 oder < 470 beide Kardinalpunkte angenähert gleich stark verschieben. Die Verschiebungsgleichheit von Lichtern bezüglich eines Kardinalpunktes gilt auch bezüglich des gegenfarbigen Kardinalpunktes bzw. eines gegenfarbigen, z. B. urroten Binärgemisches. Zu jeder Grünverschiebung gehört eben eine bestimmte Rotverschiebung, zu jeder Gelbverschiebung eine bestimmte Blauverschiebung und umgekehrt. Jedem Spektrallicht kommt also eine gekoppelte Verschiebungswirkung für die einander gegenfarbigen Kardinallichter zu, welche ein Maß für die farbige Valenz abgibt. Durch Verstimmung mit einem gelben Lichte ist ein Hereinrücken des Urrot ins Spektrum zu erreichen.

Der Rückkehr der Verstimmung erfolgt relativ rasch; so ist nach 2,5–5' Abschluß¹ des Tageslichtes die durch dessen, wenn auch unmerkliche farbige Valenzen bedingte Abweichung beseitigt und Neutralstimmung hergestellt (vgl. S. 342, 446). Je intensiver und ausgedehnter die Einwirkung des verstimmenden Lichtes war, um so langsamer erfolgt die Rückkehr. Für das verstimmte Auge ist übrigens die nunmehr gefundene Sekundärlage der Kardinalpunkte abhängig von der Intensität des Prüflichtes — im Gegensatz zu dem Verhalten des unverstimmten Auges (vgl. S. 348). Ein unter Simultankontrast, beispielsweise auf gelbem Grund sekundär urfarbiges Grün wirkt nicht wie das primäre oder neutrale Urgrün, sondern wie das entsprechende primäre Gelbgrün. Hieraus ist zu schließen, daß die farbige Verstimmung im Sehapparat *vor* der Kontraststätte, wohl schon im Reizvermittlungsapparat bzw. in der Stäbchen-Zapfenschicht erfolgt. (Vorstehendes nach den Ergebnissen von GOLDMANN.)

Aus dem Gesagten ergibt sich der praktische Schluß, daß nur der Bestimmung der Primär- oder Neutrallage der Kardinalpunkte für Neutralstimmung des Auges, wie sie schon durch einen Lichtabschluß von wenigen Minuten erreichbar ist, nicht aber der Bestimmung irgendeiner Sekundärlage eine fundamentale Bedeutung zukommt. Nur dann zeigen ja die Kardinalpunkte neben der empfindungsanalytischen Einfarbigkeit auch die vier weiteren *Characteristica*: Fehlen einer Farbentonänderung a) bei Intensitätsänderung, b) bei langdauernder Betrachtung, c) beim Übergang in das indirekte Sehen und zwar innerhalb des extramakularen Gebietes sowie d) Kompensations-, Kontrast- und Nachbildbeziehung von Urfarbe und Gegenfarbe (vgl. oben S. 347).

Durch farbige Verstimmung wird speziell die Komplementbestimmung bestimmter Lichter in dem Sinne alteriert, daß Verstimmung durch ein urfarbiges Licht

¹ Nach H. GOLDMANN (II): Zitiert auf S. 447, Anm. 3. — SCHUBERT, G.: Zitiert ebenda. Bereits R. DITTLER und Y. SATAKE [Z. Sinnesphysiol. 48, 240 (1914)] fanden nach 5, bis höchstens 10 Minuten Abschluß des Tageslichtes Erreichen der Neutralstimmung (geprüft nach der HERINGSschen Sukzessivkontrastmethode, vgl. S. 451, 476).

die beiden disparatfarbigen Urfarben verschiebt, so daß deren Mischung nunmehr einen zur verstimmenden Farbe gegensinnigen Rest hervortreten läßt. So verschiebt Verstimmung durch Urgelb das Urrot und Urgrün nach dem Gelb hin und läßt nun bei der Mischung dieser sekundären Urfarben einen Blau-rest hervortreten. Umgekehrt resultiert bei Blauverstimmung ein Gelbrest aus der Mischung des sekundären Urrot und Urgrün (SCHUBERT — vgl. S. 407).

Andererseits ist rein weißes, von Ton bzw. (freier) farbiger Valenz absolut freies Licht als ein solches Strahlungsgemisch¹ zu definieren, welches bei Neutralstimmung des Auges nicht bloß farblos erscheint, sondern auch keinerlei Verschiebung der Kardinalpunkte bewirkt, also keinerlei farbig verstimmende Nebenwirkung hat, und zwar geprüft bei solcher mittlerer Intensität, daß eine farbige Verstimmung nicht bereits durch allgemeine chromatische Lichtwirkung gehemmt würde — ebenso als ein solches, welches dann nach längerer Betrachtung bei Herabsetzung der Lichtstärke keinen farbigen Stich erkennen läßt, also ein streng „gegenfarbiges“, d. h. absolut farbloses bzw. rein schwarzes Nachbild ergibt (Sukzessivkontrastmethode nach HERING). Die Herstellung eines Mischlichtes, welches wenigstens einigermaßen dieser Forderung genügt — speziell für die allgemeine Beleuchtung —, ist dadurch erschwert, daß auch endogen, d. h. im Auge selbst (diasklerales Seitenlicht, Färbung der optischen Medien, Reflexion vom Augenhintergrund), Quellen farbiger Verstimmung gegeben sind. Immerhin ist die wenn auch nur angenäherte Herstellung eines so wirkungsmäßig definierten und durch jedesmalige Kontrolle gesicherten Neutral- oder Standardweiß durch geeignete Einrichtungen sehr wohl erreichbar (speziell GOLDMANN und SCHUBERT — unter TSCHERMAK — vgl. S. 344, 447, 456).

Mit farbig verstimmtem Auge geprüft, erscheint ein sonst als farblos bezeichnetes Licht deutlich gegenfarbig, und zwar unter Umständen in auffallend guter Sättigung. Gegenfarbige Lichter gewinnen in hohem Maße an solcher. Die Tatsache, daß auch Spektrallichter nach Verstimmung durch eine gegenfarbige Strahlung — und zwar auch Spektralgelb nach Blauverstimmung² — satter erscheinen als im unverstimmten Zustande, wurde bereits oben (S. 367) erwähnt.

Mit der farbigen Verstimmung des Auges durch homogenes oder gemischtes Licht ist zugleich entsprechend dessen Weißvalenz eine gewisse achromatische Helladaptation verknüpft (vgl. S. 445). Es ist dementsprechend zu erwarten, daß nach Einwirkung verschiedenartiger farbiger Lichter der Verlauf einer nachträglichen Dunkeladaptation gewisse Differenzen erkennen lassen wird; von bezüglichen Untersuchungen³ ist eine genaue Bestimmung und Berücksichtigung der jeweilig geltenden Weißvalenzen zu verlangen.

β) Proportional- oder Koeffizientensatz (Fechner, Helmholtz, J. v. Kries⁴).

Zwischen dem Ausmaß der farbigen Verstimmung und der Intensität des verstimmenden Lichtes, aber auch des Prüflichtes oder „reagierenden“ Lichtes,

¹ Wieweit beim farblosen Dämmerungssehen, also unterhalb der Farbenschwelle für das dunkeladaptierte Auge, auch homogenen Strahlungen diese Eigenschaft zukommt, bedarf erst der genaueren Untersuchung.

² KRIES, J. v.: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 220 (1905).

³ Solche hat GASTEIGER (Verh. dtsch. ophthalm. Ges. 1928) begonnen.

⁴ HELMHOLTZ, H.: Physiol. Optik, 1. Aufl., S. 362; 3. Aufl., **2**, 200. — KRIES, J. v.: Graefes Arch. **23** (2), 32 (1877) — Festschr. Univ. Freiburg **1902**, 145. — WIRTH, W.: Wundts Philos. Stud. **16**, 465 (1900); **17**, 311 (1901); **18**, 563 (1903) — Arch. f. Psychol. **46**, 125, spez. 159 (1924). — Angesichts der früher (S. 394) gegebenen Ausführungen über den FECHNER-HELMHOLTZschen Satz im allgemeinen bleibe hier die Erörterung auf das Gebiet farbiger Verstimmung beschränkt.

besteht oberhalb einer gewissen Grenze angenähert direkte Proportionalität. Farbentonänderungen auf bestimmten Netzhautstellen verhalten sich nicht wie die Zumischung *konstanter Mengen* eines bestimmten Lichtes, sondern entsprechen mit der Intensität des reagierenden Lichtes *proportional geänderten Lichtmengen*. So muß einem komplexen Licht, welches dem unverstimmten Auge farblos, einem durch blaue Beleuchtung von bestimmter Intensität verstimmten Auge aber gelblich erscheint, blaues Licht in einem ganz bestimmten Verhältnisse zugemischt werden, um wieder den Eindruck von Farblosigkeit zu erhalten. Bei wachsender Intensität des Prüflichtes von ($i_p : i'_p$) wird nun dafür eine Zumischung oder Korrektur (i_k bzw. i'_k) gerade im Verhältnisse der Intensitätssteigerung gefordert ($i_p : i'_p = i_k : i'_k - v.$ KRIES). Der Koeffizientensatz gilt im Helladaptationszustand und bei höherer Lichtstärke innerhalb ziemlich weiter Grenzen (WIRTH). Analoges gilt für die durch farbige Verstimmung erfolgende Verschiebung der Kardinalpunkte bei Variation der Intensität des verwendeten Prüflichtes (GOLDMANN II). Bei geringer Lichtstärke und Dunkeladaptation läßt proportionale Intensitätssteigerung des der unverstimmten und des der verstimmten Netzhautstelle gleich erscheinenden Lichtes das letztere zu hell erscheinen (HERINGSche Abweichung — vgl. oben S. 394).

Die farbige Verstimmung scheint, soweit die Beobachtungen über sog. Transformation (s. unten) einen bezüglichen Schluß gestatten, im indirekten Sehen schwächer zu sein als im direkten (KATZ, JAENSCH, G. E. MÜLLER¹).

Als ein weiterer wichtiger Satz sei die Unabhängigkeit farbloser wie farbiger Gleichungen von der *farbigen* Stimmung des Auges bezeichnet, sei es, daß diese im ganzen oder nur örtlich beeinflußt wird². Bei bisher farblosen Gleichungen werden eben beide Hälften in gleicher Weise farbig. Im Gegensatze dazu werden solche in charakteristischer Weise alteriert durch Änderung der Zustandslage im Sinne von Hell-Dunkeladaptation, und zwar besonders im indirekten Sehen, in geringerem Ausmaße aber auch im Netzhautzentrum (vgl. oben S. 397).

Eine Wirkung der farbigen Verstimmung eines Auges auf die Kardinalpunkteinstellung des anderen besteht nicht — so verschiebt Verstimmung mit dem gelbgrünen L_{520} das Urgrün im gleichen Auge von 504 nach 509 bzw. von 499.5 nach 504, während Verstimmung des anderen Auges die Urgrünlage des ersteren unbeeinflußt läßt (GOLDMANN³). Auf Grund von Versuchen mit Pigmentlichtern ist hingegen eine Verminderung der Dauer und „Intensität“ des negativen Nachbildes durch indirekte, d. h. andersäugige Verstimmung (von 30—45''), und zwar sowohl mit derselben Farbe oder mit der Gegenfarbe, angegeben worden — ebenso eine Herabsetzung der Schwellenempfindlichkeit, der Unterschieds-

¹ Andererseits wird von A. BRÜCKNER [Pflügers Arch. **142**, 248 (1911)] die Macularegion als schwerer umstimmbar bezeichnet wie die exzentrischen Partien.

² HERING, E.: Graefes Arch. **38** (2), 252 (1892) — Pflügers Arch. **54**, 309 (1893). — HESS, C.: Graefes Arch. **39** (1), 45 (1893). — BÜHLER, C.: Inaug.-Dissert. Freiburg 1903. — KRIES, J. v.: Arch. (Anat. u.) Physiol. **1878**, 503 — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 209, spez. 213ff. (1905). — ABNEY, W. DE W. u. W. WATSON: Proc. roy. Soc. Lond. (A) **89** (1913). — Vgl. auch R. DITTLER u. L. ORBELI: Pflügers Arch. **132**, 338 (1910). — Sogar die Minimalfeldhelligkeiten, also unter sog. Farbauslöschung gewonnene Gleichungen (vgl. S. 355) werden durch chromatische Umstimmung — abgesehen von Ermüdung durch sehr starke rote Lichter — nicht nachweisbar alteriert [ENGELKING, E. u. F. POOS: Z. Sinnesphysiol. **56**, 22 (1925)].

³ FRANK ALLEN [Proc. opt. Soc. Amer. **1922** — J. opt. Soc. Amer. **7**, 583, 903 (1923) — Amer. J. Physiol. **5**, 341, 420 (1924)] gibt allerdings Beeinflussung der Verschmelzungsfrequenz für das eine Auge durch „Ermüdung“ des anderen zu. Vgl. auch VIALE: Ann. Ophthalm. **40**, 669 (1911). HAMILTON, W. F. u. H. LAURENS: Amer. J. Physiol. **65**, 569 (1923). — BUSH, A. D. u. R. S. CRADIE: Ebenda **68**, 103 (1924). — GELLHORN, E.: Z. Neur. **108**, 481 (1927).

empfindlichkeit für gekoppelte Sättigungsstufen und Nuancen sowie der Ausdehnung des farbigen Gesichtsfeldes (GELLHORN¹); offenbar handelt es sich dabei um Folgen der antagonistischen Wechselwirkung der Schfelder, also um Wettstreitphänomene. Bei direkter, d. h. gleichäugiger Umstimmung ergibt nämlich Farbe und Gegenfarbe entgegengesetzte Wirkungen — erstere fördert die Dauer und „Stärke“ des negativen Nachbildes, mindert die gleichsinnige Farbenempfindlichkeit (unter Steigerung der Unterschiedsempfindlichkeit) und engt das Gesichtsfeld für die gleiche Farbe ein, letztere bewirkt nach allen drei Richtungen das Gegenteil — ebenso wie disparatfarbige Umstimmung die „Unterschiedsempfindlichkeit“ mindert.

Durch farbige Verstimmung können sonach Lichter solche farbige Valenzen gewinnen, welche sie zuvor für das neutralgestimmte Auge überhaupt nicht besaßen bzw. nicht manifestierten — so kann ein bisher urgrünes Licht entweder gelbgrün oder blaugrün werden, farbloses Licht farbig nach den verschiedensten Richtungen. Es ergibt sich daraus der wichtige Schluß, daß die Kurven der (manifesten) farbigen Valenzen im Spektrum nicht festliegen, sondern veränderlich sind, und daß auch Strahlungen über den manifesten Bereich einer bestimmten Grundfarbe hinaus Wirkungen auf den Reizvermittler der betreffenden farbigen Erregbarkeit besitzen können: wir müssen ihnen neben den manifesten Valenzen, welche bezüglich der Gegenfarben reinlich alternieren, noch latente oder gebundene Valenzen zuschreiben, welche weit über den Bereich der manifesten hinausreichen². Die Empfindlichkeitskurven der Reizvermittler für die vier Grundfarben greifen jedenfalls erheblich übereinander, betreffen evtl. sogar das ganze Spektrum (TSCHERMAK³ — vgl. die Ausführungen im Kap. Theorie des Farbensehens). Da sich jedoch die Wirkungen auf je zwei gegenfarbige Komponenten der nervösen Erregbarkeit aufheben, so können sich gegenfarbige Valenzen auch eines und desselben Lichtes nicht manifestieren, sondern sie binden einander oder subtrahieren sich, soweit sie gleich stark sind (vgl. das oben S. 395 über die physiologische Subtraktion bei physikalischer Addition oder Mischung von Lichtern Bemerkte). An manifesten farbigen Valenzen bzw. für den nervösen Apparat kann ein Licht nur univalent oder disparatfarbig-bivalent sein (abgesehen von seiner Weißvalenz), nicht aber gegenfarbig bivalent oder tri- oder quadrivalent, während es für den reizvermittelnden Apparat sehr wohl dreierlei, ja viererlei Wirkungen besitzen kann.

Verstimmung oder sog. Ermüdung durch farbiges Licht führt im allgemeinen dazu, daß ein nachher geprüftes, sog. reagierendes Licht — bei Simultanvergleich der farbig ermüdeten und einer unermüdeten oder weißermüdeten Netzhautstelle — nicht bloß in verändertem Farbenton, sondern auch in geänderter Sättigung und Nuance erscheint. Wollte man bloß die farbigen Valenzen berücksichtigen, so wäre zu erwarten, daß reagierende Lichter, welche in einer oder in zwei farbigen Teileffekten mit dem verstimmenden Lichte übereinstimmen, mindersatt, hingegen Lichter mit gegenfarbigen Valenzen satter erscheinen, während disparatfarbige prinzipiell unbeeinflusst bleiben sollten. Da dem verstimmenden Licht jedoch auch eine Weißvalenz zukommt und somit auch eine entsprechende sog. Weißermüdung eintritt, werden sich gewisse Abweichungen von jener Erwartung ergeben, zumal da dunklere Nuancierung den Eindruck größerer, hellere den geringerer Sättigung begünstigt (vgl. das oben S. 305, 347 Bemerkte). Bei Benutzung eines urfarbigen Lichtes als verstimmend oder als reagierend kommt ferner in Betracht, ob diese Qualität primär, d. h. für neutrale Ausgangsstimmung, oder sekundär, d. h. für eine irgendwie z. B. durch Tageslicht ver-

¹ GELLHORN, E. (u. Mitarbeiter): Pflügers Arch. **208**, 343 (1925); **213**, 766, 800 (1926); **214**, 274 (1926) — Graefes Arch. **116**, 379 (1926) — Z. Neur. **108**, 481 (1927).

² Die Vorstellung, daß Lichter im allgemeinen für eine „Sehsubstanz“ sowohl eine farbige wie eine gegenfarbige (A- und D-) Valenz zugleich besitzen, und daß zwischen den vierfarbigen Valenzen gewisse feste quantitative Beziehungen bestehen, hat zuerst J. v. KRIES vertreten (Arch. [Anat. u.] Physiol. **1887**, 113; **1888**, 381).

³ TSCHERMAK, A.: H.-D.-A. spez. S. 784, 795ff. (1902).

stimmtes Auge gilt. Systematische Untersuchungen über Sättigungsänderung durch sog. Ermüdung mit farbigem Licht liegen allerdings bisher nur an Pigmentfarben bei Tagesbeleuchtung bzw. Tageslichtverstimmung des Auges vor¹ (BRÜCKNER). Dabei wurde gefunden, daß nach sog. Ermüdung für Urrot nunmehr Purpur, Gelbrot, Orange minder satt erscheinen, hingegen Urgrün, Blaugrün, Urblau gesättigter — auffallenderweise aber auch Goldgelb und Grüngelb gesättigter oder wenigstens nicht minder satt. Gelbrotermüdung ließ auffallenderweise Grüngelb, Grüngelbermüdung ließ umgekehrt Urrot, aber auch Gelbrot und Orange satter oder wenigstens nicht minder satt erscheinen — ebenso auffallenderweise Urgrünermüdung Urblau, Violettermüdung Urgrün². Das Sattererscheinen gilt nicht bloß bei Vergleich mit einer zuvor unermüdet gelassenen, sondern auch bei vergleichender Prüfung einer zuvor in gewissem Grade weißermüdeten Stelle. Man wird dieses Verhalten gegenüber disparatfarbigen oder gar zum Teil gleichfarbigen reagierenden Lichtern in erster Linie wohl auf eine (stärkere) Weißermüdung der durch farbiges Licht ermüdeten Netzhautstelle beziehen. Immerhin bedürfen diese Angaben m. E. der Überprüfung unter Berücksichtigung der Ausgangsstimmung, Bestimmung der Weißvalenz und zahlenmäßiger Ausgleichung der Sättigungsdifferenzen.

γ) Farbige Tageslichtverstimmung.

Daß bereits die meist nur angedeutete Farbigkeit des Tageslichtes im Verein mit der elektiven Lichtabsorption im Auge selbst, speziell in Form des diaskleralen Seitenlichtes, eine merkliche farbige Verstimmung zur Folge hat, wurde schon oben (S. 342) vorweggenommen. Das an Tageslicht helladaptierte Auge zeigt somit — allgemein gesprochen — eine Verschiebung der Kardinalpunkte aus der Primärlage in gewisse Sekundärlagen, welche zudem von der Stärke des benutzten Prüflichtes, von der Dauer der Beobachtung und von der benutzten Netzhautstelle abhängig sind, sowie eine Abweichung der Kompensations-, Kontrast- und Nachbildfarbe von der strengen Gegenfarbe. Besonders auffällig ist die Abweichung der Sukzessivfarbe (vgl. den Kreis der einander fordernden Farben nach GOETHE Abb. 169, S. 475).

Die farbige Verstimmung unseres Sehorgans hat, soweit sie durch freie farbige Valenzen der umgebenden Beleuchtung bedingt ist, praktisch die große Bedeutung (HERING³), daß hiedurch das Auge bei qualitativen Änderungen der Beleuchtung, z. B. beim Übergang von Tages- zu Lampenbeleuchtung, sozusagen mitgeht und die beleuchteten Außendinge nicht so erscheinen, wie sie nach der jeweiligen Lichtreflexion erscheinen müßten, sondern trotz Änderung der Wellenlänge des maßgebenden Durchschnittslichtes ihren Farbenton — ebenso wie ihre Helligkeit — nicht ändern. Die Außendinge behalten dank der achromatischen wie chromatischen Adaptation des beobachtenden Auges angenähert eine förmlich ihnen selbst zugehörige „Eigenfarbe“ und Eigenhelligkeit (vgl. S. 441). Damit sei allerdings nicht verkannt, daß es sog. Umschlagsfarben gibt, d. h. Pigmentmischungen, welche bei Tageslicht nahezu oder vollkommen gleich erscheinen, bei künstlicher Beleuchtung hingegen deutlich voneinander abweichen, und zwar im Sinne von Rötlich- oder Grünlichwerden der einen Farbe⁴.

¹ Die Angaben von E. W. EDRIDGE-GREEN (zitiert auf S. 447, Anm. 3), daß Ermüdung durch „grünes“ Spektrallicht das Urgelb weiterhin Gelb, nicht Rot erscheinen lasse (also das Urgelb nicht verschiebe?), und daß Ermüdung durch gelbes Spektrallicht das Blau nicht „heller“ erscheinen lasse, sind zum mindesten mißverständlich.

² A. BRÜCKNER betonte die Unvereinbarkeit der oben speziell hervorgehobenen Befunde, in denen eine je einer Grundkomponente entsprechende Farbe zur Ermüdung verwendet wurde und disparatfarbige Prüflichter (speziell Gelb) nicht an Sättigung verloren mit der Dreikomponententheorie, derzufolge Gelb und Weiß als synthetische (binäre und ternäre) Effekte aufgefaßt werden (vgl. die Ausführungen im Kap. Theorie des Farbensehens).

³ HERING, E.: G.-Z. S. 13 ff.

⁴ WÖLFFLIN, E. (unter Verwendung zum Nachweis von relativer Farbenüberempfindlichkeit): Verh. dtsch. ophthalm. Ges. S. 17. Heidelberg 1924.

Die farbigen wie die farblosen Empfindungen geben sonach einen gewissen Index ab für das spezifische Lichtabsorptionsvermögen der gebotenen Körper oder Pigmente, betreffe dasselbe die verschiedenen Strahlungen des Spektrums ungleichmäßig, elektiv oder gleichmäßig. Dieser Hinweis bezieht sich eigentlich nicht auf das Spektrum in der gegebenen ungleichmäßigen Energieverteilung, sondern auf ein Spektrum mit gleichmäßiger solcher, eben auf das *spezifische* Schwächungsvermögen des gebotenen Körpers oder Pigments. Eine „Wahrnehmung“ der spezifischen Absorption oder Extinktion ist damit natürlich nicht gegeben. Doch kann man sagen, daß die farbigen Empfindungen, wie sie Körper bei gemischter Beleuchtung vermitteln, sich nicht auf die wechselnde Beleuchtung beziehen, sondern auf die spezifische Intensitätsveränderung, welche die Serie der Lichter bei Reflexion oder Penetration bestimmter Körper erfährt. Für das subjektive Verhalten sind die optischen Eigenschaften der Körper entscheidend, und zwar (weitgehend) unabhängig von der Beleuchtung. *Die angenäherte Konstanz der Farbe und Helligkeit der Sehdinge entspricht der Konstanz der physikalischen Natur der Außendinge, ihres spezifischen Reflexions- und Absorptionsvermögens für Lichter¹, trotz des Wechsels der Beleuchtung, speziell des Tageslichtes.* Insofern sind die Körperfarben zugleich ein wichtiger Index in physikalischer Beziehung.

Für die angenäherten Konstanz der Farbe und Helligkeit der Außendinge besteht natürlich die Voraussetzung, daß die Beleuchtung eine gemischte ist und das ganze Spektrum umfaßt, daß also alle Strahlungen, und zwar in gewisser Minimalstärke in der Lichtquelle vorhanden sind.

Wenn beispielsweise blaue Strahlungen in dieser ganz oder nahezu fehlen, ist natürlich die Steigerung der Blauerregbarkeit des Auges ohne Nutzerfolg — so verfärben sich blaue Kleider bei stark gelbem Lampenlicht scheinbar in Grün. Völlig ausgeschlossen ist eine Anpassung des Farbensehens bei homogener Beleuchtung (vgl. oben S. 447), auch bei Quecksilberlampenlicht oder bei Tragen von solchen stärker gefärbten Gläsern, welche wie rote nur einen ganz beschränkten Teil an Lichtarten durchlassen. Versuche über Farbenkonstanz der Sehdinge dürfen daher nicht mit physikalisch insuffizienter Beleuchtung gemacht werden². Hingegen gestatten solche farbige Filter, welche alle Lichtarten bis zu einem gewissen Grade durchlassen, eine weitgehende „Überwindung“ der anfänglichen Allgemeinfarbe und angenähert ein Wiedererscheinen der Außendinge in ihren „natürlichen Farben“.

Die farbige Verstimmung verrät somit ebenso Anpassungscharakter wie die Weißadaptation. Dieses Verhalten wird am besten demonstriert (nach dem Vorgehen von HERING³), wenn man in einem Photometer nach RITCHIE-BOUGUER

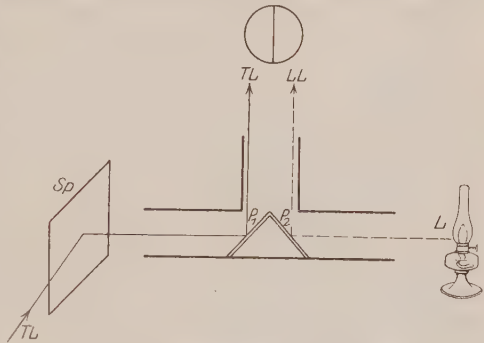


Abb. 166. Photometer nach RITCHIE-BOUGUER zum Vergleich von Tageslicht (TL — reflektiert vom Spiegel Sp und dem Weißpapier P_1) und vom Lampenlicht (LL — reflektiert vom Weißpapier P_2) mit tageslichtadaptiertem Auge. (Nach HERING.)

¹ Vgl. damit die Definition „des wahren Wesens der Farben als einer realen, den Stoffen anhaftenden physikalisch-chemischen Eigenschaft“ bei M. BECKE: Einführung in die natürliche Farbenlehre. Reichenberg 1924.

² Mit Recht neuerdings betont von ST. KRAUSS: Z. Sinnesphysiol. **57**, 262 (1926) — Z. Psychol. **100**, 50 (1926). — Vgl. auch H. BOKSCH u. ST. KRAUSS: Ebenda **99**, 292 (1926) — BOKSCH, H. (mit spezieller Bezugnahme auf die Duplizitätstheorie): Ebenda **102**, 338 (1926).

³ HERING, E.: G.-Z. S. 13ff.

dasselbe „weiße“ Papier, über einen BOUGUERSchen Keil gelegt (in Abb. 166 rechts und links als P_1 und P_2 eingelegt gedacht), auf der einen Seite mit Tageslicht, auf der anderen Seite mit Lampenlicht beleuchtet; dem für Tageslicht gestimmten Auge erscheint die letztere Hälfte stark gelblich, die erstere allein für sich zwar weiß, jedoch bei gleichzeitiger Sichtbarkeit beider Hälften im Kontraste schwach bläulich. Einem für Lampenlicht gestimmten Auge würde umgekehrt — bei Lampenbeleuchtung des Zimmers und Einfallenlassen von Tageslicht durch eine Röhre — die Tageslichthälfte stark bläulich, die Lampenlichthälfte allein für sich farblos, jedoch bei gleichzeitiger Sichtbarkeit beider Hälften im Kontraste schwach gelblich erscheinen. Während ein von nicht zu gelbem Lampenlicht beleuchtetes „blaues“ Papier bei Lampenlichtstimmung des Auges leidlich blau erscheint, macht es bei derselben Lampenlichtbeleuchtung (also auf der rechten Seite von Abb. 166 als P_2 eingelegt gedacht) dem tageslichtgestimmten Auge geradezu den Eindruck von braungrau und gibt mit einem bestimmten „objektiv braungrauen“, von Tageslicht beleuchteten Papier (auf der linken Seite als P_1 eingelegt gedacht) eine optische Gleichung.

Die Herstellung eines künstlichen farblosen Lichtes, welches — abgesehen von der durch Vorschalten einer stenopäischen Lücke weitgehend ausschaltbaren farbig verstimmenden Wirkung des diaskleralen Seitenlichtes — keinerlei freie farbige Valenzen besitzt, also reine Helladaptation ohne gleichzeitige farbige Verstimmung bewirkt, ist nicht einfach identisch mit der Schaffung einer künstlichen Tageslichtbeleuchtung, wie sie in neuerer Zeit vielfach praktisch erstrebt wird und durch sog. Tageslichtlampen mehr oder weniger verwirklicht ist¹. Im letzteren Falle genügt ein angenähertes Gleichbleiben der Farben von Objekten wie bei Tageslicht — ohne daß gerade die farbige Verstimmung in beiden Fällen genau gleich sein müßte. Hingegen ist die erstere Aufgabe, ein Neutrallicht zu schaffen, weit schwieriger, aber mit weitgehender Annäherung lösbar — bei nicht zu hoher Intensität sogar unter Vernachlässigung des Abschlusses des diaskleralen Seitenlichtes² (vgl. S. 344, 447, 451, 460).

Zwischen den beiden Augen desselben Beobachters ergeben sich regelmäßig nach einseitigem Lichtabschluß, häufig aber auch nach beiderseitiger Helladaptation Unterschiede an farbiger Stimmung; dieselben treten hervor, wenn man den Eindruck eines „farblosen“ oder farbigen Objektes in subjektive Doppelbilder zerlegt (gekreuzte bei verminderter, ungekreuzte bei überstarker Konvergenz — Doppelbildermethode nach HERING³). Durch entsprechende Vorrichtungen, welche noch je ein rein unokulares Vergleichsobjekt darbieten (Abblendung mittels Scheuklappen- oder Nasenscheidewandschirm), ist es möglich, den Farbensinn beider Augen vergleichend zu untersuchen. (Über den hierbei auftretenden binokularen Kontrast vgl. Kap. Raumsinn.)

Im vorstehenden wurde eine physiologische Begründung für die angenäherte Farbenkonstanz der Sehdinge gegeben — durch Zurückführung auf chromatische Adaptation bzw. farbige Verstimmung — und damit eine volle Analogie zur Bedeutung der achromatischen Adaptation für die angenäherte Helligkeitskonstanz bezeichnet. Gegenüber dieser von HERING begründeten Auffassung wurde eine psychologische Erklärung versucht, dahingehend, daß die Farbenkonstanz auf

¹ Vgl. darüber speziell E. WÖLFFLIN: *Klin. Mbl. Augenheilk.* **79**, 450 (1927).

² DITTLER, R. u. Y. SATAKE: *Z. Sinnesphysiol.* **48**, 240 (1914). — IVES, E. u. E. G. BRADY: *J. Frankl. Inst.* **178**, 89 (1919). — LUKIESH, M.: *Colour and its applications*. New York 1921. — GOLDMANN, H. (unter TSCHERMAK): *Pflügers Arch.* **194**, 490 (1922); **210**, 70 (1925). — MIESCHER, K.: *Z. Sinnesphysiol.* **57**, 116 (1925). — SCHUBERT, G. (unter TSCHERMAK): *Ebenda* **220**, 82 (1928).

³ HERING, E.: *G.-Z. S.* 220. Vgl. auch Graefes *Arch.* **36** (3), 1 (1890).

einer erfahrungsmäßigen Berücksichtigung der jeweiligen Beleuchtungsverhältnisse und auf einer entsprechenden Transformation der primären Empfindungseindrücke, wie sie am reinsten sog. reduzierte „Loch- oder Flächenfarben“ darbieten, beruhe. Nach der *Transformationstheorie* (im Anschlusse an HELMHOLTZ aufgestellt und vertreten von JAENSCH und seinen Schülern¹) resultiert erst ein komplexes Urteil über die Farbe eines Gegenstandes durch Einbeziehung und Berücksichtigung der Beleuchtung, also durch Sonderung von Eigenhelligkeit oder Eigenfarbe des Objektes und Helligkeit oder Farbe des „beleuchteten Raumes“. Dadurch erscheine ein „anomal“ beleuchteter Gegenstand (zu schwach beleuchtet bzw. beschattet oder farbig beleuchtet) nicht in der retinal wirk-samen, sondern in einer Farbe, welche der bei „normaler“ oder gewohnter Beleuchtung erkennbaren, gedächtnismäßig festgehaltenen Eigenfarbe ähnlich oder gleich sei. Die Transformation zielt auf Verschiebung des Farbenprozesses nach der Richtung der Objektfarbe hin. Diese psychologische Spaltung könne auch dem Umgebungskontrast entgegenwirken, so daß beispielsweise zwei Stücke desselben Graupapiers auch dann gleich erscheinen können, wenn das eine beschattet ist, also weniger Licht reflektiert, und als „beschattet“ aufgefaßt wird; ja, sie berech-tige zu einer psychologischen Erklärung des Kontrastes bzw. zu dessen Zurückführung auf Transformation (vgl. unten S. 493). Kritisch sei zu dieser Theorie bemerkt, daß ein gewisser modifizierender Einfluß psychischer Faktoren, speziell des Farbengedächtnisses (besonders betont von HERING²), gewiß nicht übersehen oder gar bestritten werden darf, die Annahme einer Rolle im Sinne der Transformationstheorie jedoch m. E. prinzipiell zu weit geht und für das naive, nicht-reflektierende Beobachten unter einfachen übersichtlichen Bedingungen unzulässig erscheint. Zudem betreffen ja unsere physiologischen Experimente und dementsprechend unsere Ausführungen an diesem Orte im all-

¹ HELMHOLTZ, H. v.: *Physiol. Optik*, 1. Aufl., S. 281, 408; 3. Aufl., 2, 110, 243. — JAENSCH, E. R.: *Münch. med. Wschr.* **59**, 1788 (1912) — *Z. Psychol.* **83**, 257, 342 (1920) und (mit E. A. MÜLLER): *Ebenda* **83**, 266 (1920); **85**, 37 (1920); **102**, 35 (1927); **103**, 323 (1927) — *Z. Sinnesphysiol.* **52**, 165 (1921). — FEYERABEND, O.: *Z. Psychol.* **94**, 209 (1924); **95**, 85 (1924). Siehe dazu auch D. KATZ (mit Unterscheidung von Flächenfarben oder „freien“ Farben [ALLESCH], Oberflächen- und Raumfarben): *Zbl. Physiol.* **20**, 517 (1906) — Die Erscheinungsweise der Farben und ihre Beeinflussung durch individuelle Erfahrung. *Z. Psychol. u. Physiol. Erg.-Bd.* **7** (1911) — *Z. Psychol.* **95**, 129 (1924). — GELB, A. u. K. GOLDSTEIN (pathologischer Verlust der Oberflächenfarben): *Z. Psychol.* **84**, 193 (1920). — MARZYNSKI, G.: *Ebenda* **87**, 45 (1921). — KROH, O.: *Z. Sinnesphysiol.* **52**, 181, 235 (1921). — TROLAND, R. TH.: *J. of exper. Psychol.* **4**, 344 (1921). — MARTIN, M. F.: *Amer. J. Psychol.* **33**, 451 (1922). — KAILA, E. (unter Ablehnung eines Transformationsprozesses sui generis sowie der Ableitung des Kontrastes aus Transformation): *Psychol. Forschg* **3**, 18 (1923). — GRANIT, R.: *Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.)* **46**, 257 (1925); **48**, 147 (1926). Vgl. auch (mit GELB) die Ausführungen über die Bedeutung von „Figur“ und „Grund“ für die Farbschwelle bzw. über Erscheinungen der Farbenangleichung, *Z. Psychol.* **93**, 86 (1923), wozu oben S. 355, Anm. 7, weitere Literatur angeführt erscheint sowie noch B. TUDOR-HART (unter KOFFKA): *Psychol. Forschg* **10**, 255 (1928) angeführt sei. — BÜHLER, C. (Einwände bezüglich Farbenkonstanz, Betonung der Bedeutung der Luftschicht für die Transformation): *Handb. d. Psychol.* **1**, 105. Jena 1922. — (RAMER, TH. (Beziehung des Zwischenmediums zu den Transformations- und Kontrastercheinungen): *Z. Sinnesphysiol.* **54**, 215 (1923). — FUCHS, W. (Einfluß der Gestalt auf die Farbe): *Z. Psychol.* **92**, 249 (1923). — ALLESCH, G. J. v.: *Psychol. Forschg* **6**, 1, 215 (1925). — BOKSCH, H. u. ST. KRAUS (Weißlicherwerden von Farben in gleichfarbiger Beleuchtung): *Z. Psychol.* **99**, 202 (1926). — KARDOS, L.: *Z. Psychol.* **108**, 240 (1928). — Vgl. dazu die Kritik der Transformationslehre von JAENSCH seitens G. E. MÜLLER: *Z. Psychol.* **93**, 1 (1923); vgl. auch ST. KRAUS: *Pflügers Arch.* **212**, 547 (1926), ferner H. ÖHRWALL: *Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.)* **41**, 227 (1921).

² Die mit Rücksicht auf die gegebene Beleuchtung aufgefaßten erinnerungsmäßig festgehaltenen und reproduzierbaren Farben bezeichnet E. HERING (G.-Z. S. 6ff., 210) als „Gedächtnisfarben“, W. OSTWALD als „bezogene Farben“ — im Gegensatz zu den „unbezogenen Farben“, speziell zu den sog. Lochfarben, wie sie speziell gleichförmig durchleuchtete Felder auf gleichmäßigem, etwa lichtlosem Grund („Dunkelrohrfarben“) darbieten.

gemeinen „reduzierte“ Loch- oder Flächenfarben, nicht Gegenstandsfarben¹! Dabei sei die Möglichkeit der Aufspaltung eines farbigen Eindruckes in Gegenstandsfarbe und Beleuchtungsfarbe unter gewissen Umständen und für bestimmte Beobachter sehr wohl zugegeben, obzwar die Methodik der einschlägigen Versuche oft als nicht einwandfrei bezeichnet werden muß. Hingegen sei die Zurückführung der Farbenkonstanz der Sehdinge überhaupt auf einen solchen Vorgang abgelehnt. Die weitgehende Analogie der farbigen wie der farblosen Adaptation mit den wohlbekannten objektiven Adaptationserscheinungen am Nerven- und Muskelsystem spricht entschieden zugunsten einer physiologischen Begründung all dieser auf Konstanzhaltung der normalen Leistung abzielenden Anpassungs- oder Regulationsvorgänge. Hingegen scheitert die psychologische Zurückführung der Konstanz der Helligkeiten und Farben auf einen komplexen Urteilsprozeß daran, daß das Verhalten gewisser Tiere² dazu nötigt, ihnen eine ganz analoge, für ihre praktische Orientierung, nämlich für das Wiedererkennen der Außen- dinge nach Helligkeit und Farbe, höchst wichtige Leistung zuzuerkennen. Gerade das stete Berücksichtigen dieser Analogie vermag uns vor den Irrwegen anthropozentrischer Spekulation zu bewahren (vgl. auch das unten bezüglich der Theorien des optischen Raumsinnes Ausgeführte). — Die Annahme einer wesentlich psychologischen Grundlage für den Simultankontrast wird noch gesondert zurückgewiesen werden (vgl. S. 493).

Der von psychologischer Seite gemachte Versuch, von gewöhnlichem Farbensehen ein eidetisches Farbensehen „im Anschauungsbilde“, welches die Eigenschaften des gewöhnlichen Sehens in gesteigertem Maße zeigen und im jugendlichen Alter sehr häufig (etwa 37%) auftreten soll³, zu unterscheiden, sei hier nur kurz erwähnt. Das „Anschauungsbild“ wird als zwischen dem primären Sinneseindruck bzw. dessen Nachbild und dem Vorstellungsbild stehend betrachtet, jedoch noch mit der Sinnfälligkeit des ersteren ausgestattet. Diesbezüglich sei auf den Abschnitt über Psychologie des Licht- und Farbensinnes verwiesen.

b) Allgemeine chromatische Lichtwirkung (Stabilisierung der farbigen Verstimmbbarkeit).

Farbige Lichter rufen im Auge nicht bloß eine relativ flüchtige Verstimmung entsprechend ihrer farbigen Valenz hervor, sondern sie führen auch zu einem nachhaltigen Dauereffekt, welcher ihnen ebenso wie jedwedem Licht (also auch rein farblosem Licht ohne [freie] farbige Valenzen!) zukommt. Derselbe sei als *allgemeine chromatische Lichtwirkung* bezeichnet (TSCHERMAK und GOLDMANN⁴), weil diese Wirkung einerseits allen Strahlungen unabhängig von dem Besitz oder Mangel farbiger Valenzen eigen ist, andererseits aber doch die farbige

¹ Vgl. auch die Unterscheidung von sog. wirklichen Objektfarben und von zufälligen Schatten- oder Glanzfarben bei E. HERING: G.-Z. S. 228.

² Für Schimpanse und Haushuhn speziell betont von W. KÖHLER: Abh. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 3, 69 (1915). Vgl. auch H. REICHNER: Z. Psychol. 96, 68 (1925).

³ Vgl. speziell E. R. JAENSCH: Sitzgsber. Ges. Naturwiss. Marburg 1917 — (mit F. REICHL): Z. Psychol. 86, 278 (1921); 102, 35 (1927) — Über den Aufbau der Wahrnehmungswelt und die Grundlagen der menschlichen Erkenntnis. 2. Aufl. Leipzig 1927. — BUSSE, P. (unter JAENSCH): Z. Psychol. 84, 1 (1920). — GOTTHEIL, E.: Ebenda 87, 73 (1921). — GÖSSER, A.: Ebenda 87, 97 (1921). — HERWIG, P.: Ebenda 87, 129, 217 (1921). — ZEMANN, H.: Ebenda 97, 208 (1925); 102, 35 (1926). — WARREN, H. C.: Psychologie. Rev. 28, 453 (1921). — DRUMMOND, M.: Brit. J. Psychol. 17, 10 (1926). — CRAMAUSET, E.: J. of Psychol. 23, 1003 (1926). — WALKER, W.: Z. Psychol. 103, 323 (1927). — Siehe dazu die Kritik seitens H. KOFFKA: Psychol. Forschg 3, 124 (1923). — KIESOW, F.: Arch. f. Psychol. 59, 339 (1927).

⁴ GOLDMANN, H.: Zitiert auf S. 456, Anm. 2. — SCHUBERT, G.: Zitiert ebenda.

Erregbarkeit betrifft. Diese Wirkung besteht in einer allgemeinen Herabsetzung oder Hemmung der farbigen Verstimbarkeit, d. h. der Veränderlichkeit der Farbentonverteilung im Spektrum oder der Verschieblichkeit *aller* Kardinalpunkte. Die farbige Erregbarkeit erfährt somit eine charakteristische photogene *Bremmung oder Zügelung*, eine *funktionell bedeutsame Stabilisierung*, indem eine (wie immer geartete) farbige Verstimmung des belichteten Auges überhaupt erschwert wird bzw. das allerdings sehr rasch erfolgende Fortschreiten einer bereits eingetretenen Verstimmung bestimmter Art evtl. noch gebremst, sicher aber das Hinzutreten einer neuerlichen, andersartigen solchen behindert wird. Schon die Helladaptation kann, da alle Lichter eine gewisse Weißvalenz besitzen, auch als allgemeine photogene Bremsung oder Zügelung der allgemeinen Weißerregbarkeit — zugleich mit dem Effekte einer gewissen Stabilisierung gegenüber weiterer allgemeiner Herabsetzung der Weißerregbarkeit bezeichnet werden. Nun ergibt sich für die farbige Verstimbarkeit eine von farbiger Valenz an sich unabhängige, allgemein photogene Steuerungs- oder Stabilisierungswirkung. Durch diese ist das Hellauge auch farbiger weniger flexibel als das Dunkelauge.

Rein tritt uns diese Wirkung an primär, d. h. bei Neutralstimmung völlig tonfreiem weißem Licht entgegen, welches selbst keinerlei farbige Verstimmung bzw. Verschiebung der Kardinalpunkte ergibt, wohl aber bei genügender Intensität und Einfallsdauer die Verstimbarkeit durch farbige Lichter herabsetzt. Hingegen ergeben farbige Lichter selbst die Komplikation, daß sie einerseits rasch eine bestimmte farbige Verstimmung bewirken, andererseits langsam eine allgemeine Herabsetzung farbiger Verstimbarkeit überhaupt eintreten lassen.

Prinzipiell sind die beiden Prozesse, die farbige Verstimmung und die allgemein chromatische Lichtwirkung, unabhängig voneinander. Die farbige Verstimmung ist farbenelektiv, abgestuft nach dem physiologischen Kriterium der Farbe bzw. der farbigen Valenz, die chromatische Lichtwirkung hingegen ist eine allgemeine Eigentümlichkeit der farblosen und der farbigen Lichter, und zwar unabhängig von der Farbe an sich, nur abgestuft nach dem physikalischen Kriterium der Wellenlänge und Lichtstärke; das Ausmaß der bremsenden Lichtwirkung ist der Lichtintensität einfach direkt proportional. So bewirkt, wie oben erwähnt, ein primär urfarbiges Licht keine Verschiebung des zugehörigen wie des gegenfarbigen Kardinalpunktes und nur eine solche der beiden disparatfarbigen Stellen, wohl aber bei genügender Stärke und Einwirkungsdauer eine Herabsetzung der Verschieblichkeit aller Kardinalpunkte, also auch des gleichurfarbiges und des gegenfarbigen Punktes gegenüber einem disparatfarbigen Prüflicht. Es macht also primär urgelbes Licht zwar keine Verschiebung von Urgelb und Urblau, wohl aber eine solche von Urrot und Ugrün, hingegen weiterhin eine Minderung der Verschieblichkeit für alle vier Urfarben, auch für Urgelb und Urblau. Umgekehrt kann eine Verschieblichkeitsminderung für Urgelb sowohl durch eine Einwirkung von Urgelb selbst, sowie von Urrot, Ugrün, Urblau, aber auch durch jedeswedes mischfarbige oder gar durch farbloses Licht zustande kommen. Allgemeine chromatische Lichtwirkung ist nicht gleichbedeutend mit Verstimmung für alle Farben zugleich, da hiedurch zwar keine Verschiebung der Kardinalpunkte, aber auch keine Minderung der Verschieblichkeit derselben, also der Verstimbarkeit durch eine einzelne Farbe eintreten würde.

Auch von der Helladaptation, d. h. der Minderung der Weißerregbarkeit überhaupt sowie von deren Elektivität nach Wellenlänge ist die hier behandelte Spezialform von Minderung farbiger Erregbarkeit prinzipiell unabhängig; nur ist das Hellauge sowohl in der Weißerregbarkeit als gleichzeitig in der farbigen Verstimbarkeit „gebremst“. Erfolgt doch der Rückgang der Helladaptation nach Lichtabschluß, gekennzeichnet durch das Wiederansteigen der Weißerreg-

barkeit, deutlich rascher als der Rückgang der allgemeinen chromatischen Lichtwirkung, gekennzeichnet durch das Wiederanstiegen der chromatischen Verstimmbarekeit oder Verschieblichkeit der Kardinalpunkte. Speziell gilt dieses Verhalten im Netzhautzentrum.

Auch in ihren zeitlichen Verhältnissen sind farbige Verstimmung und allgemeine chromatische Lichtwirkung deutlich voneinander verschieden. Im Gegensatze zu der schon bei ganz schwacher und kurzdauernder farbiger Belichtung erfolgenden Verstimmung tritt die allgemeine chromatische Lichtwirkung erst oberhalb einer gewissen Intensität und Dauer ein. Dementsprechend läßt sich, wie oben (S. 344, 447, 451, 456) ausgeführt, ein farbloses Neutrallicht ermitteln, welches bei mäßiger Intensität und Einwirkungsdauer weder eine farbige Verstimmung noch eine (nennenswerte) chromatische Lichtwirkung veranlaßt. Als bemerkenswert sei hervorgehoben, daß auch bei hochgradiger Helladaptation an Tageslicht und damit erheblicher chromatischer Lichtwirkung im allgemeinen (nicht immer!) eine farbige Verstimmung im Sinne von Verlagerung der Kardinalpunkte und Abweichen von Kontrastfarbe bzw. Nachbildfarbe, Kompensationsfarbe und Gegenfarbe deutlich nachweisbar ist (vgl. S. 342, 473, 474, 486). — Die chromatische Lichtwirkung entwickelt sich langsam, hält aber lange an, zeigt also erhebliche Trägheit im Gegensatze zur rasch einsetzenden und rasch abklingenden farbigen Verstimmung.

So macht beispielsweise ein gelbrotes Prüflicht (L_{652}) auf einer bestimmten Intensitätsstufe binnen 80 Sek. ganz regulär eine Maximalverschiebung des Urgelb aus der für das zuvor unbelichtete Auge geltenden Primärlage von 566 nach 603 μ (also + 37) bzw. des Urgrün von 505 auf 523 (also + 18), hingegen nach vorausgeschickter, länger (3 bis 15 Min.) dauernder Belichtung mit einem primär tonfreien Weißlicht höherer Intensität, welches an sich keine Verschiebung der Kardinalpunkte bewirkt, nur mehr eine Maximalverschiebung des Urgelb aus der Primärlage von 566 nach 581 μ (also + 15, $d = -22$) bzw. des Urgrün von 505 auf 511 (also + 6, $d = -12$). Analogerweise setzt vorausgeschickte, länger dauernde Belichtung mit primär uergelbem Licht (L_{566}) die Verschiebung des Urgelb durch das daraufhin abermals angewendete Prüflicht (L_{652}) auf den Spielraum 566 bis 590 (also + 24, $d = -13$) bzw. des Urgrün auf 505 bis 518 (also + 13, $d = -5$) herab.

Zwei farbige Lichter, welche *dieselbe* farbige Verstimmung bzw. Verschiebung der Kardinalpunkte bewirken (z. B. äußerstes Gelbrot (707) und Orange (615) bezüglich Urgelb (von 566 bis 592), verlieren diese Gleichwertigkeit auf einer höheren Intensitätsstufe, speziell im Dunkeladaptationszustande, indem der Verschiebungszuwachs für das hellere Licht infolge stärkerer allgemeiner Lichtwirkung kleiner ausfällt als für das minder helle. Einem farbigen Licht kann tonfreies Weiß bis zu einem gewissen Ausmaße beigemischt werden, ohne daß es über die farbige Verstimmung hinaus bereits zu einer nachdauernden allgemeinen Lichtwirkung bzw. Verschieblichkeitsminderung käme. Bei intensiver und längerer Einwirkung von nicht-tonfreiem Weißlicht, wie es das Tageslicht im allgemeinen (vgl. S. 342) ist, setzt zunächst eine gewisse farbige Verstimmung ein, kenntlich durch eine Kardinalpunktverschiebung, dann tritt Verschieblichkeitsminderung komplizierend hinzu.

Die Frage nach dem Verhältnis von farblosener und farbiger Erregbarkeit ist nach dem oben Ausgeführten dahin zu beantworten, daß bei geringer Intensität und Einwirkungsdauer, also bei Erfolgen farbiger Verstimmung, jedoch bei Vermeiden der Komplikation durch Hinzukommen von allgemeiner chromatischer Lichtwirkung die prinzipielle Unabhängigkeit rein hervortritt. So zeigte sich in den Versuchen von HERING und BRÜCKNER, DITTLER und RICHTER und in gewissen Beobachtungen von v. HAUER¹, daß die Änderung im Aussehen, welche ein farbiges Licht durch lokale Weißermüdung — im Vergleich zu dessen Eindruck ohne solche (Vergleichslicht) — erfährt, nicht durch Intensitätssteigerung des farbigen Lichtes, wohl aber durch bloßen Zusatz von weißem Mischlicht

¹ HERING, E. (u. A. BRÜCKNER): Pflügers Arch. **94**, 533 (1904). — DITTLER, R. (u. J. RICHTER): Z. Sinnesphysiol. **45**, 1 (1910). — HAUER, H. v. (unter F. EXNER): Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. IIa **123**, 629 (1914). TROLAND, L. TH.: Optician **63**, 227 (1922).

ganz oder wenigstens sehr angenähert kompensiert werden kann. Eine unermüdete Netzhautstelle sieht nämlich die Farbe viel weißlicher als ihre für Weiß ermüdete Umgebung, und zwar ist dieser Sättigungsunterschied für kurzwellige Lichter weit auffallender als für langwellige. In analoger Weise verstärkt Weißermüdung den farbigen Simultankontrast, und zwar bei allen Farben in gleicher Weise, wenn die Weißvalenz bzw. die kontrastive Schwarzinduktion gleichgehalten wird (KATONA¹). — Hingegen führt die Verwendung von höherer Intensität und Einwirkungsdauer durch die Komplikation seitens der allgemeinen chromatischen Lichtwirkung zu dem Anschein einer Abhängigkeit von farbloser und farbiger Erregbarkeit (so in den Versuchen von HELMHOLTZ, v. KRIES, WIRTH² und in gewissen Beobachtungen von v. HAUER). An sich jedoch dürfen farbige Verstimmung und Weißermüdung bzw. farbige und farblose Erregbarkeit als prinzipiell unabhängig voneinander bezeichnet werden. (Vgl. auch das oben S. 445, 451 bezüglich der Wirkung der Weißvalenz farbiger Lichter im Sinne von Helladaptation Bemerkte.)

4. Lokaladaptation.

Bezüglich der *lokalen Hell-Dunkeladaptation* sowie der *lokalen farbigen Verstimmung* genüge es, zu bemerken, daß dadurch geringe und stetig abgestufte örtliche Unterschiede in der Belichtung, wie sie durch nahe vor der Netzhaut gelegene Inhomogenitäten im Glaskörper (sog. hintere Mouches³) oder in der Netzhaut selbst (Blutgefäße, pathologische Herde bzw. Skotome) sowie durch das Maculapigment (MAXWELLScher Fleck — vgl. oben S. 343, 364, 439) gegeben sind, bereits nach kurzer Beobachtungsdauer verschwinden; es sinkt eben die Erregbarkeit an der stärker belichteten Stelle rascher ab als an der schwächer belichteten, so daß der Effekt an beiden bald gleich wird, die Belichtungsdifferenz also nach kurzer Zeit unmerklich wird, d. h. der anfänglich bemerkte Schatten oder die entoptische Färbung verschwindet⁴. Dementsprechend sind die Schatten der Netzhautgefäße nach längerem Abschlusse des Auges zu Anfang einer diffusen Wiederbelichtung sichtbar, verschwinden aber bald unter vollständigem Gleichmäßigwerden des Sehfeldes, während sie bei seitlichem Lichteinfall, sei es durch diasclerale oder transpupillare Beleuchtung, wieder für einige Zeit hervortreten⁵. Weniger leicht, besonders bei scharfer Umgrenzung, und nur bei Festhalten der Fixation, verschwinden für den Beobachter extraokular bedingte Beleuchtungsdifferenzen von größerer Flächenausdehnung, wie Schatten oder lokale farbige Tingierungen im Gesichtsfelde. Schwellennahe Eindrücke von relativ kleinen Objekten können bei länger dauernder Betrachtung sowohl im

¹ KATONA, G.: Z. Sinnesphysiol. **53**, 145 (1921).

² KRIES, J. v. (mit der Angabe, daß nach Weißermüdung auch dem farbigen Sektor ein weit größerer Betrag gegeben werden müsse, als im Vergleichslicht): Ber. naturforsch. Ges. Freiburg **9**, 561 (1895) — Festschr. Univ. Freiburg **1902**, 165. — WIRTH, W.: Arch. f. Psychol. **1**, 21 (1903).

³ Demgegenüber bedingen die vorderen Mouches (Inhomogenitäten in der Nähe des hinteren Knotenpunktes des Auges) bei Emmetropie nur eine Inhomogenität des homogenen Bildbündels. Nur bei Ametropie, speziell Myopie, äußert sich diese Inhomogenität in dem Hervortreten örtlicher Ausfälle oder Schatten innerhalb des von einem Lichtpunkt entworfenen Zerstreuungskreises; bei gleichzeitiger Beobachtung mehrerer punktförmiger Lichtquellen zeigen diese Ausfälle in den einzelnen Zerstreuungskreisen ganz homologe Lage, woraufhin eben die Ursache nahe dem Perspektivitätszentrum des Auges zu suchen ist (TSCHERMAK).

⁴ Speziell betont von E. HERING: G.-Z. S. 261 ff.

⁵ Die Netzhaut hinter den Gefäßen ist weder als überempfindlich (bereits von H. HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl. **2**, 238 zurückgewiesen) noch als amblyopisch zu bezeichnen [behauptet von G. YOUNG: Trans. Brit. ophthalm. Soc. **46**, 308 (1926)].

direkten wie im indirekten Sehen verschwinden, um bei unwillkürlichen kleinen Blickschwankungen, d. h. Einstellen anderer Netzhautstellen, wieder aufzutauchen und den Anschein eines Ortswechsels hervorzurufen (vgl. das in den Kap. Raumsinn und Augenbewegungen Ausgeführte). Längere Zeit betrachtete Objekte von höherer Lichtstärke vermögen nur für das indirekte Sehen scheinbar zu verschwinden oder wenigstens wie durch lichten Nebel verdeckt zu werden (AUBERT¹). Für das periodische Verschwinden und Wiedererscheinen kleiner Punkte² kommen — neben Aufmerksamkeitsschwankungen — Lokaladaptation und Blickschwankungen oder Ermüdungsschwankungen in Betracht. Bei länger dauernder Betrachtung eines farbigen Objektes verschwindet, speziell im indirekten Sehen, zunächst die Farbigkeit, erst später der farblose Eindruck überhaupt. Die Lokaladaptation erfolgt, speziell für Farbe, mit wachsender Exzentrizität um so rascher (AUBERT³), während die Macularegion eine geringere Umstimmbarkeit zeigt⁴.

Ebenso wie an Differenzen exogener Lichtreize erfolgt Lokaladaptation an Differenzen des endogenen Kontrastreizes; so tritt der blinde Fleck nach längerem Lichtabschluß zu Anfang einer diffusen Wiederbelichtung als dunkle Scheibe hervor, und zwar infolge des allseits von den belichteten Netzhautelementen der Umgebung ausgeübten Kontrastreizes (vgl. unten S. 497), bald aber verschwindet diese Erscheinung, da sich die den blinden Fleck retrobulbär und zentral repräsentierenden Nervenzellen an den Kontrastreiz adaptieren. Für die praktische Nutzleistung, die Herstellung einer funktionellen Homogenität unseres Sehorgans ist die Lokaladaptation von hoher Bedeutung.

C. Ermüdung.

Ermüdung und Helladaptation müssen grundsätzlich voneinander unterschieden werden⁵. Die frühere Identifizierung beider führte zu der paradoxen

¹ AUBERT, H.: S. 97 (1865). — HELMHOLTZ, H.: *Physiol. Optik*, 1. Aufl. S. 402; 3. Aufl. 2, 237. — HERING, E.: G.-Z. S. 264ff. — HEINRICH, W. u. L. CHWISTEK: *Z. Sinnesphysiol.* 41, 59 (1907). — DUNLAP, K. (mit der Angabe, daß an der Lokaladaptation die korrespondierende Stelle des anderen Auges teilnimmt): *Amer. J. Physiol.* 55, 201 (1920). — EBEBECKE, U.: *Pflügers Arch.* 186, 200 (1921). — WEISS, P.: *Naturwiss.* 9, 993 (1921). — HAAS, E. (BROCA-SULZERSche Ermüdungsschwankung): *C. r. Acad. Sci.* 176, 188 (1923). — DOESSCHATE, G. TEN u. J. A. VAN HEUREN (periodisches Unsichtbarwerden peripherer Gegenstände während der Fixation): *Nederl. Tijdschr. Geneesk.* 67, 1214 (1923). — FUCHS, W. (Wiedererscheinen einer adaptativ verschwundenen Strecke in ganzer Länge bei Teilverschiebung in ihrer Richtung): *Z. Psychol.* 92, 249 (1923).

² Die unter Lokaladaptation entsprechend der Macula erreichten *Schein- oder Kompromißgleichungen* auf großem, die extramacular Zone mitbetreffendem Felde erweisen sich im Gegensatz zu primären, vollkommenen Gleichungen — als abhängig von der Lichtstärke [E. HERING: *Pflügers Arch.* 54, 277 (1893)]; vgl. dazu oben S. 332, 373, 398.

³ AUBERT, H.: S. 545 (1876) — vgl. allerdings S. 103 (1865). — HESS, C.: *Arch. Augenheilk.* 86, 89 (1920).

⁴ BEST, F.: *Z. Biol.* 68, 111 (1917).

⁵ Vgl. H. AUBERT: S. 103 (1865); S. 558 (1876). — KRIES, J. v.: *Graefes Arch.* 23 (2), 1 (1877). — HERING, E.: Ebenda 37 (3), 1; 38 (2), 252 (1892) [s. auch A. E. FICK (mit GÜRBER) ebenda 36 (2), 245 (1890); 38 (1), 118, 352; 38 (3), 300 (1892)] — auch bereits bei C. F. MÜLLER: *Inaug.-Dissert.* Zürich 1866. — OVIO, G.: *Arch. Ophthalm.* 4, 9 (1897). — TSCHERMAK, A.: *Anpassung des Auges*, Leipzig 1900; H.-D.-A. spez. S. 696 (1902). — LOHMANN, W. (über Helladaptation): *Z. Sinnesphysiol.* 41, 290 (1907) — *Arch. Augenheilk.* 83, 275 (1919); (über Blendung) ebenda 82, 150 (1918). — GRÜNBAUM, A. A.: *Pflügers Arch.* 166, 473 (1917). Über wellenförmige Schwankung der Ermüdung vgl. A. BROCA u. D. SULZER: *J. Physiol. et Path. gén.* 6, 55 (1904). — HAAS, E.: *C. r. Acad. Sci.* 176, 188 (1923). — Andererseits betrachtet F. FRÖHLICH [*Z. Psychol. u. Physiol.* 48, 28, spez. 135 (1913)] die Helladaptation als Ermüdung, weil die helladaptierte Netzhaut des Cephalopodenauges mit schwächeren und rarerer Erregungswellen auf Lichtreiz reagiert. —

Folgerung, daß die normale Leistung des Hellauges mit höheren Werten der farbigen Valenzen gegenüber den farblosen, mit höherer Unterschiedsempfindlichkeit und Sehschärfe in *ermüdetem* Zustande aufgebracht werde. Das wesentliche Unterscheidungskriterium ist darin gegeben, daß ein bestimmter Helladaptationszustand ohne weitere Minderung der Reizbarkeit unbegrenzt fortbestehen kann, nachdem einmal durch den Adaptationsvorgang ein bestimmtes Niveau erreicht worden ist, welches natürlich tiefer liegt als bei dauerndem Lichtabschluß. — Im Gegensatze dazu zeigt ein Ermüdungszustand ein anfangs rasches, dann immer langsames, jedoch anhaltendes Absinken der Reizbarkeit während der Einwirkungsdauer des Reizes (vgl. Abb. 167). Im ersteren Falle spielt die weitere Lichteinwirkung nach erfolgter Adaptation nicht mehr die Rolle eines Reizes, sondern bedeutet nur mehr eine Bedingung für die Konstant-erhaltung des Zustandes, im anderen Falle hört das überstarke Licht überhaupt

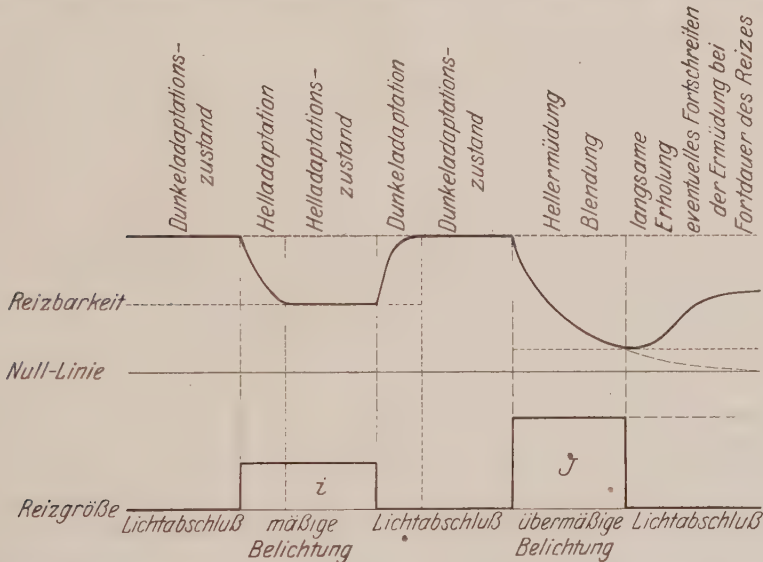


Abb. 167. Schema des Verhaltens der Reizbarkeit bei mäßiger und bei übermäßiger Belichtung: Adaptation und Ermüdung (Blendung).

nicht auf als Reiz zu wirken, so daß es ständig ein Absinken der Reizbarkeit herbeiführt. Durch Adaptation wird ein Reiz bis zu einer gewissen Stärke sozusagen überwunden oder scheinbar unwirksam gemacht; überschreitet die Reizstärke die Stufe, bis zu welcher noch eine Adaptation, d. h. ein Wiedererreichen eines konstanten, wenn auch tieferen Niveaus möglich ist, so wirkt der Reiz ständig fort und läßt die Reizbarkeit ständig absinken, schließlich die Nulllinie erreichen. In einem Adaptationszustand hat der Reiz nur Niveaueffekt, keinen Differentialeffekt, bei Ermüdung besteht Differentialeffekt bis zum Erreichen der Nulllinie.

Aber nicht bloß die Kurve des Einwirkungseffektes, auch die Kurve des Wiederanstieges der Reizbarkeit nach Aufhören des Reizes fällt bei Adaptation und bei Ermüdung charakteristisch verschieden aus. Im ersteren Falle erfolgt der Wiederanstieg rasch und führt etwa logarithmisch oder paraboloid bzw.

Vgl. auch A. TSCHERMAK betr. Ermüdbarkeit des Adaptationsvorganges bei verhältnismäßig raschem Wechsel von Belichtung und Verdunkelung [Pflügers Arch. **70**, 297, spez. 314 (1897)]. Über die Verlangsamung der Dunkeladaptation durch Blendung (AUBERT, TREITEL u. a.) s. das bezügliche Spezialkapitel.

anfangs nahezu geradlinig ohne deutlichen Wendepunkt (BEST¹) zum Ausgangsniveau zurück, im anderen Falle ist der Anstieg verzögert und erreicht unter Durchlaufen eines deutlichen Wendepunktes erst nach relativ langer Zeit den Ausgangswert (vgl. Abb. 167), wenn nicht gar eine nachhaltige Blendungsschädigung die Reizbarkeit dauernd auf einem tieferen Niveau hält. (Über lokale Ermüdung bzw. Blendung wird noch im Kapitel: Nachreaktion zu handeln sein — S. 472.) — Blendung durch intensives „weißes“ Licht — nicht ausschließlich durch das vom Schnee im Hochgebirge reflektierte Sonnenlicht bzw. nicht ausschließlich durch an ultravioletten Strahlungen reiches Licht! — führt zunächst zur Sättigungsabnahme der Farben, speziell in der oberen Gesichtsfeldhälfte (BIRCH-HIRSCHFELD, SIMON²), sodann in vielen Fällen zu Rotsehen, sog. Blendungserythropsie³, in Extremfällen zu temporärer Rotgrünblindheit mit Verkürzung des langwelligen Spektrumendes⁴. In den ersteren Fällen handelt es sich wohl um eine Reizerscheinung, in den letzteren um eine Lähmungserscheinung im Bereiche des Rotgrünsinnes.

Geschwindigkeit und Ausmaß der Ermüdung scheint je nach der Wellenlänge des Lichtes verschieden zu sein: so setzt langwellige Vorbelichtung die Schwellenreizbarkeit für kurzwellige Strahlungen stark herab, während umgekehrt die Wirkung gering ist. Die Veränderung ist zudem in der Peripherie größer als im Netzhautzentrum (ROAF⁵).

D. Nachreaktion⁶.

Die durch einen Lichtreiz von genügendem „Antrieb“ (= Stärke $\times$ Dauer) bewirkte Veränderung des Sehorgans beschränkt sich nicht auf einen an- und

¹ BEST, F.: Z. Biol. **68**, 111 (1917).

² SIMON, G.: Klin. Mbl. Augenheilk. **67**, 41 (1923).

³ FUCHS, E.: Graefes Arch. **42** (4), 207 (1896). — PINO, C.: Ebenda **58** (1), 45 (1904). — HILBERT, R.: Wschr. Ther. u. Hyg. d. Auges **19**, Nr 29 (1911). — WYDLER, Z. Augenheilk. **27**, 299, 428, 524 (1912).

⁴ BEST, F. u. H. HAENEL: Klin. Mbl. Augenheilk. **45**, Beih. 88 (1907). — LOHMANN, W. (Verkürzung an beiden Enden, Näherung von Gelb und Blau im Spektrum): Arch. Augenheilk. **78**, 214 (1913); **79**, 35 (1915). — S. ferner G. J. BURCH: Proc. roy. Soc. Lond. **46**, 216 (1900). — Vgl. auch die Angaben betr. Wellenlängenunterschiedsempfindlichkeit des ermüdeten Auges seitens W. F. HAMILTON u. H. LAURENS: Amer. J. Physiol. **65**, 569 (1923) sowie E. HAAS: C. r. Acad. Sci. **176**, 1831 (1923). — Über Blendungsskotome s. speziell A. VOGT: Arch. Augenheilk. **74**, 21 (1913).

⁵ ROAF, H. E.: Quart. J. exper. Physiol. **18**, 243 (1927). Vgl. auch das oben S. 451 betreffs Einfluß der Wellenlänge der Vorbelichtung auf die Kurve der nachfolgenden Dunkeladaptation Bemerkte.

⁶ An neuerer allgemeiner Literatur seien unter Hinweis auf A. TSCHERMAK (H.-D.-A. 1902, S. 758) angeführt: HESS, C.: Graefes Arch. **40** (2), 259 (1894); **44** (3), 445 (1897); (auch beim Totalfarbenblinden) **51** (2), 225 (1900) — Arch. Augenheilk. **44**, 245 (1901) — Z. Psychol. u. Physiol. **27**, 1 (1901) — Pflügers Arch. **49**, 190 (1891); **95**, 1 (1903); (am Totalfarbenblinden) **98**, 464 (1903); **101**, 226 (1904); **102**, 290 (1905); **179**, 50, spez. 64ff. (1920) — Farbenlehre. Erg. Physiol. **20**, 1 (1922) — Methodik spez. S. 225ff. (1921). — SNELLEN, H.: Verh. dtsch. ophthalm. Ges. **1893**. — BOSSCHA, H. P.: Graefes Arch. **40** (1), 21 (1894). — BIDWELL, S.: Proc. roy. Soc. Lond. **56**, 132 (1894); **61**, 268 (1897); **64**, 241 (1898); **68**, 262 (1901). — KRIES, J. v.: Ber. naturforsch. Ges. Freiburg **9**, 2 (1894) — Z. Psychol. u. Physiol. **9**, 81 (1894); **12**, 81 (1896); **19**, 175 (1899); **25**, 239 (1901); **29**, 81 (1902) — Graefes Arch. **42** (3), 95 (1896). — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 220 (1905) — Zusatz zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl. **2**, 269 (1911). — HAMAKER, H. G.: Inaug.-Dissert. Utrecht 1899 — Z. Psychol. u. Physiol. **21**, 1 (1899). — MUNK, H.: Ebenda **23**, 66 (1900). — WIRTH, W.: Wundts Philos. Stud. **16**, 465 (1900); **17**, 311 (1901); **18**, 563 (1903) — Arch. f. Psychol. **46**, 125 (1924); **65**, 163 (1928) — Ber. 10. Kongr. exp. Psychol. 1928, S. 190. — ÖVTO, G.: Arch. Otol. **11**, 3 (1903). — McDUGALL, Mind, N. S. **70**, 74 (1901) — Brit. J. Psychol. **1**, 78 (1904). — SAMOJLOFF, A.: Z. Psychol. u. Physiol. **30**, 118 (1899). — WATT, H. J.: Z. Sinnesphysiol. **41**, 312 (1907). — FERREE, E.: Amer. J. Psychol. **19**, 58 (1908). — HERING, E.:

abklingenden Eindruck, sondern dieses „Vorbild“ ist noch von einer charakteristischen Nachreaktion gefolgt, in welcher sich wieder die Fundamenteigenschaften der Trägheit unseres Auges äußert. Das sog. Abklingen einer Erregung erfolgt nicht in einer glatten, stetigen Kurve, sondern deutlich phasisch. Die optische Nachreaktion dürfte im wesentlichen den eigentlich nervösen Anteil, weniger den reizvermittelnden Apparat betreffen (während eine Nachreaktion auf akustischem Gebiete fehlt und bezüglich des Labyrinths Vorgänge im receptorischen Apparate die eigentliche Nachreaktion im nervösen komplizieren können). — Die optische Nachreaktion zeigt eine deutliche Neigung zu spontaner Rhythmik (PLATEAU¹) mit starker Dämpfung, indem die aufeinanderfolgenden Phasen sich rasch erniedrigen und verbreitern bzw. verlangsamen. Zweifellos festgestellt und allgemein anerkannt ist eine solche Phasik von relativ langsamem Ablauf, der eigentliche Nachbildvorgang, der gleich eingehender behandelt werden soll. Einigermassen problematisch, vielleicht auf bestimmte Individuen beschränkt, ist hingegen das Auftreten eines sehr rasch ablaufenden Öffnungsvorganges besonderer Art nach kurzdauernder Reizung — nämlich das Auftreten von Oszillationen, deren Periodik anscheinend von der Reizstärke und Reizdauer fast unabhängig, also rein endogen begründet ist (sog. Oscillations rétinienes oder CHARPENTIERsches Phänomen — CHARPENTIER — mit einer Frequenz von 30—35 pro 1 Sek., BIDWELL, McDUGALL, FRÖHLICH — mit einer Frequenz von 20 pro 1 Sek.²). Bezügliche Beobachtungen erscheinen allerdings durch den eigentlichen Nachbildvorgang mehr oder weniger kompliziert. Ein eigenartiger nichtphasischer Vorgang der Nacherregung besteht in dem plötzlichen Auftreten und Verschwinden feinsten glänzender Pünktchen, welche nicht

Pflügers Arch. **126**, 604 (1909). — KINOSHITA: Z. Sinnesphysiol. **43**, 420, 434 (1909). — DITTLER, R. u. J. EISENMEIER: Pflügers Arch. **126**, 610 (1909). — ORBELI, L. u. R. DITTLER: Ebenda **132**, 600 (1910). — MÜLLER, P.: Arch. f. Psychol. **14**, 358 (1909). — KLEIN, F.: Arch. (Anat. u.) Physiol. **1908**, Suppl. 213, 223; **1910**, Suppl. S. 294. — BURCH, G. J.: Proc. roy. Soc. Lond. B **76**, 212 (1905) — J. of Physiol. **42**, XLII (1911) — The ophthalmoscope S. 143 (1913). — EDRIDGE-GREEN, F. W.: J. of Physiol. **45**, 70 (1912) — (mit A. W. PORTER): Proc. roy. Soc. Lond. B **85**, 434 (1912); **87**, 594 (1914) — J. of Physiol. **46**, 180 (1914). — GRÜNBERG, K.: Z. Biol. **61**, 73 (1913). — IVES, H. E.: Philosophic. Mag. **33**, 18 (1917). — GOLDSCHMIDT, R. H.: Wundts Psychol. Stud., N. F. **6**, 159 (1919). — JUHÁSZ, A.: Z. Sinnesphysiol. **51**, 233 (1920). — FRÖHLICH, F. W.: Z. Psychol. u. Physiol. **52**, 60, 89 (1921); **53**, 108 (1921) — Grundzüge einer Lehre vom Licht- und Farbensinn, spez. S. 37. Jena 1921. — COMBERG, W.: Graefes Arch. **108**, 295 (1922). — GRIJNS, G.: Arch. néerl. Physiol. **7**, 355 (1922) — (mit H. DE HAAN): Akad. Wetensk. Amsterdam **35**, 528 (1926). — GELLHORN, E. (u. W. WEIDLING): Pflügers Arch. **208**, 343 (1925); (u. H. KÜHNLEIN) **213**, 800 (1926). — FISCHER, M. H.: Ebenda **198**, 311 (1923). — FRÉDÉRICQ, L.: Arch. internat. Physiol. **21**, 112 (1923). — BOURDON, B.: J. de Psychol. **21**, 609 (1924). — GESCHER, J.: Arch. Augenheilk. **96**, 72 (1925). — BAYER, L. (unter F. W. FRÖHLICH): Z. Biol. **85**, 299 (1926). — GALAMINI, A.: Arch. di Fisiol. **24**, 87 (1926). — SHUEY, A. M.: Amer. J. Psychol. **37**, 528 (1926). — VOGELSANG, K.: Erg. Physiol. **27**, 122, spez. 175ff. (1927). — JUDD, D. B.: Amer. J. Psychol. **38**, 537 (1927).

¹ PLATEAU, J.: Pogg. Ann. **32**, 647 (1833) — Essai. Bruxelles 1834.

² CHARPENTIER, A.: C. r. Acad. Sci. **113**, 147 (1891) — Arch. de Physiol. norm. et pathol. **4**, 540, 629 (1892); **5**, (III) 677 (1896). — MUNK, H.: Z. Psychol. u. Physiol. **23**, 66 (1900). — McDUGALL (mit Beschreibung von bis zu 20 „Zapfen- und Stäbchenbändern“ zwischen der primären Phase und BIDWELLs ghost): Brit. J. Psychol. **1**, 78, 173 (1904). — HESS, C.: Pflügers Arch. **101**, 226 (1904). — KLEIN, F.: Arch. (Anat. u.) Physiol. **1908**, Suppl. S. 213, 223. — FRÖHLICH, F. W. (speziell in Fällen von beginnendem Flimmerskotom): Z. Sinnesphysiol. **52**, 32 (1921). — PRÉRON, H. (nur bei Wechselstrombeleuchtung zu beobachten, daher CHARPENTIERs Deutung ablehnend): C. r. Soc. Biol. **82**, 300 (1921). — Die Oszillationen nach J. PLATEAU sind anderer Art; sie betreffen die Rhythmik der eigentlichen Nachbilder. Vgl. dazu speziell H. AUBERT: S. 374 (1865); S. 514 (1876). — Vgl. auch die Anwendung der Ionentheorie der Reizung auf die Theorie der Nachbilder, speziell der 3. Phase bei P. LASAREFF: Pflügers Arch. **201**, 333 (1923) — Ionentheorie der Reizung, spez. S. 132. Bern-Leipzig 1923. — KRAYKOV, S. W.: Pflügers Arch. **202**, 112 (1924).

einfach der Reizfläche entsprechen, sondern nur an der Stelle des direkten Sehens und in deren unmittelbarer Umgebung — und zwar peripherwärts rasch abnehmend — auftreten, und zwar foveal zuerst; höhere Stärke und längere Dauer des Reizlichtes verlangsamt das Auftreten (HESS¹).

Davon abgesehen verläuft die Nachreaktion am reinsten nach einem relativ kurzdauernden (bereits bei 0,02 Sek. Dauer) farblosen Reiz von mäßiger Stärke, dessen Effekt entweder in zeitlichem Hintereinander an einer und derselben Netzhautstelle oder zugleich in räumlichem Nebeneinander der Phasen innerhalb einer Zone des Sehfeldes beobachtet wird; zu letzterem Zwecke wird ein weißer Papierstreifen bzw. eine weißgestrichene Nadel über lichtlosem Grund (HESS) oder eine schwarzgestrichene Nadel vor hellem Grund am ruhenden Auge vorbeigeführt; noch zweckmäßiger zwei Nadeln oder Streifen, welche sich durch die Nachbilder zu verdoppeln bzw. zu vervielfältigen scheinen und auf Grund teilweisen Zusammenfallens eine exakte Messung der zeitlichen Verhältnisse gestatten (Dreibildmethode nach HERING und DITTLER).

Mehrfach wurde auch eine kreisende Lichtquelle (zweckmäßig mit 1,5—3 Sek. Umlaufdauer — v. KRIES) benutzt. Die Ergebnisse der Simultanmethode (YOUNG-DAVIS) und jene des Sukzessivverfahrens oder der Methode der nachlaufenden Bilder (Recurrent vision) liefern bei vergleichender Überprüfung wesentlich

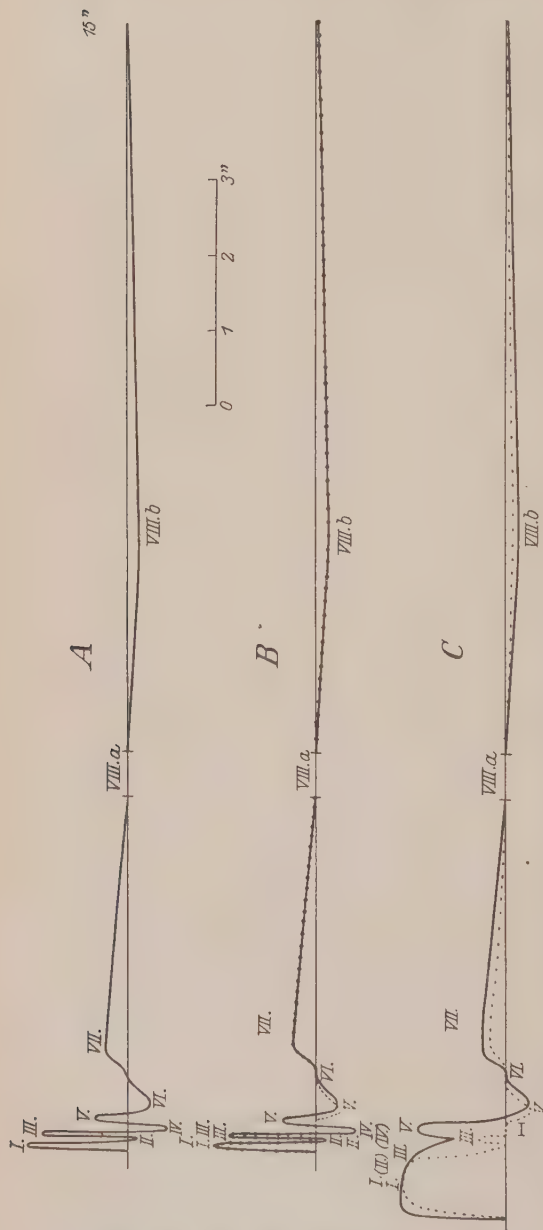


Abb. 168. Diagramm der Nachreaktion A bei farblosem Momentreiz und helladaptiertem Auge, B bei farbigem Momentreiz und helladaptiertem Auge, C bei starkem farbigem Zeitreiz und dunkeladaptiertem Auge; ebenso, — Bezeichnung des rein farblosen Intervalls zwischen der gleichfarbigen Phase I + III und der gegenfarbigen Phase V.

übereinstimmende Resultate (HESS). Es ergibt sich² zunächst für das helladaptierte Auge folgender Phasenablauf nach einem farblosen Eindruck (nach DITTLER und EISENMEIER — vgl. Abb. 168 A).

¹ HESS, C.: Graefes Arch. 58 (3), 429 (1904).

² Acht-Phasenzählung nach DITTLER und EISENMEIER: bei der Zählung nach HESS fehlt Phase III und erscheinen Phase II und IV (mit zusammen etwa 0,25 Sek. Dauer)

I		Vorbild oder primäres Bild, rasch abklingend.
II	Phase 2 (nach HESS)	sehr kurzes 1. Intervall (im Mittel 0,04 Sek. = Entwicklungszeit des 1. positiven Nachbildes ¹ — mit negativer Phase?).
III		kurzes 1. positives Nachbild (HERINGSches Nachbild) (HERING, DITTLER und EISENMEIER, FRÖHLICH — vgl. auch McDougall, P. MÜLLER, BOURDON) (von etwa 0,05 Sek. Dauer).
IV		kurzes 2. Intervall (etwa 4 mal so lang als 1. Intervall — also etwa 0,16 Sek.) — mit sicherer 1. negativer Phase.
V	Phase 3 (nach HESS)	positives Nachbild — PURKINJESches Nachbild oder sog. sekundäres Bild, Satellit (HAMAKER), bedeutend weniger hell als das primäre, doch heller als die Umgebung (etwa $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{4}$ bzw. 0,17—0,25 Sek. nach dem primären Bild einsetzend).
VI	Phase 4 (nach HESS)	längeres 3. Intervall mit 2. schwächerer negativer Phase, dunkler als die Umgebung.
VII	Phase 5 (nach HESS)	langdauerndes 3. positives Nachbild, noch weniger hell als das 2. (d. h. Phase V bzw. 3) — HESSsches Nachbild oder sog. tertiäres Bild (SNELLEN, BOSSCHA).
VIIIa	Phase 6 (nach HESS)	meist deutliches 4. Intervall. langanhaltende, schwache 3. negative Phase.
VIIIb		

Es ist nicht ausgeschlossen, daß unter besonders günstigen Bedingungen, speziell bei Dunkeladaptation und hoher Reizstärke, noch weitere Phasen (so ein „quaternäres Bild“ nach HAMAKER — negativ, bei 1—4 Sek. Reizdauer, FRÖHLICH) zu beobachten sind. Dabei ist eine strenge Unterscheidung von reaktionsfreiem Intervall, also Fehlen einer örtlichen Veränderung des Sehfeldgrundes und von negativem Nachbild, d. h. örtlicher Verdunkelung, nicht möglich — speziell nicht bei Beobachtung im Dunkelmzimmer. Bei wachsender Lichtstärke tritt auf dunklem Grunde zuerst das HESSsche (VII), dann erst das HERINGSche (III) und das PURKINJESche Nachbild (V) hervor, auf hellem Grunde hingegen zuerst die helleren Phasen, d. s. HERINGSches (III) und PURKINJESches Nachbild (V), dann erst das HESSsche Nachbild (VII). — Bei Verschiedenheit der Adaptationslage sind zwar unter geeigneten Bedingungen alle Phasen der Nachreaktion nach farblosen Reizen zu beobachten, doch erscheinen die Extremzustände bevorzugt. An absoluter Lichtstärke werden für das HERINGSche Nachbild Reize von derselben Größenordnung (10—20 N.K.) gefordert, welche allerdings ein sehr verschiedenes Vielfaches der jeweiligen Reizschwelle bedeuten (für H.A. etwa das 700fache, für D.A. etwa das 20000fache); für das PURKINJESche Nachbild und das HESSsche Nachbild ist bei Tageshelladaptation etwa das 2—7fache nötig gegenüber Dunkeladaptation. — Im Dunkeladaptationsverschmolzen, so daß nur 6 Phasen verzeichnet werden und die obige Phase V der Phase 3, Phase VII der Phase 5, Phase VIIIa + VIIIb der Phase 6 entspricht.

Die Phasen 2 (II + [III] + IV), 3(V), 4(VI) wurden bereits von J. E. PURKINJE (1825), die Phasen 5 (VII) und 6 (VIIIa + VIIIb) von C. v. HESS (1894), die Phase III (mit Teilung von II und IV) von HERING, DITTLER und EISENMEIER (1909), sowie ORBELI (1910) beobachtet.

¹ Das 1. Intervall ist um so kürzer, je größer aus objektiven wie subjektiven Gründen die Helligkeit des Reizlichtes ist, und zwar länger dauernd in der Fovea als extrafoveal, am deutlichsten bei Helladaptation, jedoch auch bei mäßiger Dunkeladaptation zu beobachten.

tionszustand ist der Ablauf der Anfangsphasen der Nachreaktion anscheinend beschleunigt, jedenfalls aber verbreitert; speziell erscheint das erste Intervall verkürzt (P. MÜLLER), ja (so bei längerer Reizdauer) verschwunden. Unter gewissen Bedingungen geht dabei die verlängerte Nachdauer der Erregung unter einer bloßen Zäsur bereits in das erste positive Nachbild über, welches auffallend hell ist und evtl. auch ohne 2. Intervall bereits die zweite positive Phase (V) sich anschließen läßt. Diese nachhaltige Reaktionserscheinung wird als „ghost-image“ oder „geisterhafter Satellit“ (BIDWELL) bezeichnet (vgl. das später S. 470 Angeführte). Die Angabe, daß nach sehr langdauerndem Lichtabschluß (2 Std. und darüber) das sekundäre Bild geradezu in Wegfall komme (v. KRIES, im Gegensatz zu HESS¹), beruht auf einer Täuschung, hervorgerufen durch unmittelbaren Anschluß an die Nachdauer der Erregung, also durch Verschmelzung dieser mit dem sekundären Bild. — Auch der Totalfarbenblinde vermag alle Phasen, speziell auch das PURKINJESCHE Nachbild, ebenso zu sehen wie der Normale (HESS, später auch von v. KRIES zugegeben²).

Nach einem relativ kurzdauernden farbigen Eindrücke sind in der Nachreaktion des Hellauges folgende Phasen (nach DITTLER und EISENMEIER — verglichen mit der Zählung nach HESS¹) zu unterscheiden (vgl. Abb. 168 B):

- | | | |
|-----|------------------------|--|
| I | | Vorbild oder primäres Bild, rasch abklingend. |
| II | | sehr kurzes 1. Intervall (von etwa 30—40 σ), dunkel (nur bei mittlerer Reizstärke und auf einem Grunde mittlerer Helligkeit zu beobachten). |
| III | Phase 2
(nach HESS) | kurzes 1. farbigpositives, immer minder helles, doch sattes Nachbild, das 1. farblospositive Nachbild einschließend (von etwa 0,05 Sek. Dauer — HERINGSCHE Nachbild [HERING, DITTLER und EISENMEIER, FRÖHLICH, BAYER ³]). |
| IV | | kurzes 2. Intervall (von etwa 0,16 Sek.), dunkel (anscheinend mit dem 1. farblosnegativen Nachbild — zuerst von v. KRIES beobachtet). |
| V | Phase 3
(nach HESS) | 1. farbignegatives ⁴ unsattes, meist deutlich gegenfarbiges Nachbild (PURKINJESCHES Nachbild), heller als die Umgebung — anscheinend das 2. farblospositive Nachbild einschließend, etwa 250 σ (HESS), 150 bis 200 σ (BAYER) nach Empfindungsbeginn auftretend. |

¹ KRIES, J. v.: Z. Psychol. u. Physiol. **12**, 81, spez. 96 (1896).

² HESS, C. (mit E. HERING): Pflügers Arch. **71**, 105 (1898) — Graefes Arch. **51** (2), 225, spez. 248 (1900) — Z. Psychol. u. Physiol. **29**, 99 (1902). — KRIES, J. v. (negativ): Ebenda **12**, 81, spez. 99 (1896) — Festschr. Univ. Freiburg **1902**, 195, spez. 157. — NAGEL, W. (positiv): Arch. Augenheilk. **44**, 153, spez. 161 (1901). — HIPPEL, H. v. (positiv): Verh. dtsh. ophthalm. Ges. **1898**, 150.

³ Die Beobachtung von C. HESS [Graefes Arch. **51** (2), 125, spez. 246 (1900) — Arch. Augenheilk. **44** (3), 245, spez. 250 (1901) — 1903, S. 12; 1920, spez. S. 64 — mittels der Methode der binokularen Nachbildzeitgleichungen; 1922, spez. S. 57], GESCHER (1925), L. BAYER (1926, spez. S. 307 — von dem die folgenden Zahlenwerte stammen), daß bei Verwendung eines sattroten oder sattblauen Mischlichtes von relativ hoher Intensität (über 1200 N.K.) und relativ langsam verlaufendem Lichtreiz sozusagen an Stelle des farbignegativen PURKINJESCHEN Nachbildes — nicht wesentlich früher — ein farbigpositives, also rotes auftreten kann, bezieht sich entweder auf ein stark verspätetes HERINGSCHE Nachbild (mit ca. 203,4 σ Intervall nach der primären Empfindung gegen 40 σ für das typische HERINGSCHE und 150 σ bis 200 σ für das PURKINJESCHE Nachbild) oder wahrscheinlicher auf eine unter diesen Bedingungen auftretende besondere Phase [späte gleichgefärbte Nachbildphase nach BAYER — vgl. dazu auch K. VOGELSANG: Erg. Physiol. **26**, 122, spez. 177 (1927)], der nach einem dunklen Intervall (336,5 σ) noch eine verspätete farbignegative Phase (von 3750 σ Dauer) folgen kann. Diese Besonderheit ist speziell in der Fovea zu beobachten, indem von zwei gleichzeitigen Rot- oder Blaureizen der indirekte von der typischen farbignegativen PURKINJESCHEN Phase, der direkte angenähert gleichzeitig von der atypischen gleichfarbigen Phase gefolgt erscheint (HESS, speziell 1922, S. 58).

⁴ Angesichts der schon beim Hellauge angedeuteten, beim Dunkelaug sinnfälligen Selbständigkeit der farblosen und der farbigen Komponente ist die einfache Bezeichnung „positives“ oder „negatives“ Nachbild ohne Zusatz unklar.

VI	Phase 4 (nach HESS)	längeres 3. Intervall, dunkel — anscheinend das 2. farblosnegative Nachbild einschließend.
VII	Phase 5 (nach HESS)	lang (bis zu mehreren Sekunden) dauerndes, 2. farbigpositives, unsattgleichfarbiges Nachbild, heller als die Umgebung (HESSsches Nachbild) — anscheinend das 3. farblospositive Nachbild einschließend, etwa 200–450 σ (BAYER) nach Empfindungsbeginn auftretend.
VIII a	Phase 6 (nach HESS)	4. Intervall.
VIII b	Phase 6 (nach HESS)	langdauernder, dunkler Streifen — 3. farblosnegatives Nachbild — unter Umständen eine 2. farbignegative (speziell BAYER) einschließend.

Bezüglich der zeitlichen Verhältnisse sei hier eine Vergleichstabelle für die Effekte bei farblosem, rotem (800–578 $\mu\mu$) und blauem (800–703 und 530 bis 400 $\mu\mu$) Filterlicht geboten (nach BAYER; Beobachter FRÖHLICH):

	Weißes Licht		Rotes Licht	Blaues Licht.		
Intensität in N.K. ¹ . . .	28,86	60,4	369	369	1100	über 1600
E.Z.	64,6	64,6	63,7	65	63,3	65
prim. Empf.-Dauer . . .	82,5	42,1	48,0	74,3	66,8	37,1
1. dunkles Intervall	142,5	49,9	24,0	126,3	93,8	24,0 14,0
vor HERINGSchem N.B.						
Dauer des HERING-N.B.						
2. dunkles Intervall	142,5	90,9	52,2	65,2	153,0	— 750,0
vor PURKINJEschem N.B.						
Dauer des PURKINJE-N.B.						
3. dunkles Intervall	262,5	440,2	193,4	385,2	480,9	4850
vor HESSschem N.B.						
Dauer des HESS-N.B. .						
4. dunkles Intervall	5500	6750	3650	3250	4200	4850
nach dem HESS-N.B. .	—	—	7750	6100	7050	9700

Auch nach farbiger Reizung ist es nicht ausgeschlossen, daß unter besonders günstigen Bedingungen über die oben bezeichneten Phasen hinaus noch weitere solche zur Beobachtung gelangen. Die einzelnen Phasen der Nachreaktion erscheinen nach farbiger Reizung mehr weniger deutlich durch reaktionsfreie Intervalle getrennt. An einer Unterbrechungsstelle bzw. in unmittelbarer Umgebung des Nachbildes zeigt auch der simultane Kontrasteffekt eine deutliche Rhythmik — mit Phasendifferenz zwischen kontrasterregendem und kontrastleidendem Felde (FRÖHLICH) —, und zwar entsprechend dem Ende von Phase IV und evtl. auch der Dauer von Phase V einen mäßig hellen, mit dem Reizlichte angenähert gleichfarbigen Eindruck („Kopf“ nach HESS²), sodann entsprechend Phase VI einen hellen, zum Reizlicht im allgemeinen gegenfarbigen Streif („Komet“ nach HESS — etwa $\frac{1}{2}$ Sek. nach der primären Reizung der Nachbarschaft beginnend), endlich entsprechend Phase VII einen dunklen Streif (vgl. S. 482).

¹ Es erscheint wichtig, daran zu erinnern, daß die Angaben in N.K. für verschiedene Lichtarten — hier für weißes, rotes, blaues Licht — nicht einfach miteinander vergleichbar sind, sondern hiezu erst der Umrechnung auf Grund von direkter Energiebestimmung bedürfen. (Vgl. oben S. 369, 380, 397.)

² HESS, C.: Z. Psychol. u. Physiol. **27**, 1 1901). — Vgl. auch L. BAYER: Z. Biol. **85**, 299, spez 316 (1926).

Im *Dunkeladaptationszustand* (vgl. Abb. 168 C) sind zwar unter geeigneten Bedingungen sämtliche Nachbildphasen hervorzurufen (HESS, FRÖHLICH, BAYER), wenn auch — so bei relativ schwachen Reizen — die Farbigkeit zurücktritt, ja fehlen kann. Vor allem aber trennt sich die Periodik der Nachreaktion deutlicher in zwei selbständige Komponenten, in eine farblose¹ und in eine farbige, von denen die erstere deutlich verstärkt ist und anscheinend rascher abläuft als im Hellauge. Besonders bei höherer Lichtstärke, nicht zu kurzer Reizdauer (Optimum: gute Tagesbeleuchtung, Dauer $\frac{1}{2}$ —1 Sek.) und nicht zu kurzem vorausgeschicktem Lichtabschluß können geradezu das 1. und 2. Intervall entfallen; das 1. und 2. positive Nachbild schließen sich dann farblos, und zwar im Helligkeitsmaximum dem Dämmerungswerte, d. h. der Weißvalenz des Reizlichtes für Dämmerungssehen entsprechend (v. KRIES², später auch HESS, ferner TSCHERMAK, M. H. FISCHER) unmittelbar dem nachdauernden Vorbilde an³, welches dadurch heller und unsatter wird, während ein 1. farbigpositives, also gleichfarbiges Nachbild unter diesen Bedingungen fehlt bzw. mehr oder weniger verdeckt ist. Es kann — speziell bei Fehlen des 1. und 2. Intervalls — der Eindruck entstehen, als ob die primäre Erregung zuerst farbig und verspätet farblos anklänge (was v. KRIES⁴ als trägeres Reagieren des Stäbchenapparates deutete), während tatsächlich für das Anklingen gerade das umgekehrte zutrifft (TSCHERMAK — vgl. S. 432 und Abb. 168 C). Das farblospositive Nachbild währt relativ lange und geht in eine gegenfarbige Phase über, so daß augenscheinlich eine Verschmelzung der 1. und der 2. farblos-positiven Phase (Phase I und III) unter Ausfall auch des 2. Intervalls mit dem PURKINJESCHEN Nachbild (Phase V) vorliegt — ein Vorgang, welcher nach langdauerndem Lichtabschluß geradezu den Anschein eines Ausfallens des PURKINJESCHEN Nachbildes erwecken kann (so bei v. KRIES, nicht so bei McDougall; vgl. oben). Diese, wie erwähnt, als „ghost“ bezeichnete und bei farbigen Vorbildern doppelt auffallende Erscheinung stellt unverkennbar eine bemerkenswerte Besonderheit des Dunkelauges gegenüber dem Hellauge dar (zuerst von v. KRIES [1894] beobachtet, von BIDWELL bestätigt, von HESS zuerst zu Unrecht bestritten, später jedoch bestätigt⁵; auch für die Fovea nachgewiesen von HESS und M. H. FISCHER, und zwar unter Nachbildumrahmung der Fovea). Bei Benutzung eines bewegten farbigen Streifens kommt es dementsprechend zu einer räumlichen Sonderung eines farbigen und eines farblosen Erregungsvorganges. Speziell erscheint ein blauer Streifen foveal dunkler und breiter als extrafoveal, der anschließende helle farblose Teil der Fovea entsprechend nach rückwärts ausgebuchtet, schmaler, etwas dunkler, jedoch nicht unterbrochen, während ein roter Streifen einen dunklen solchen nach sich zieht, welcher gleichfalls zentral ausgebuchtet, aber nicht unterbrochen ist (HESS 1904). Diese auch

¹ Diese tritt uns auch entgegen in dem eventuellen Verbleiben farbloser Nachbildreste nach länger dauernder farbiger Reizung, und zwar sowohl in exzentrischen Regionen wie im Zentralbezirke [A. WALTHER (mit A. TSCHERMAK): Pflügers Arch. **77**, 53 (1899)].

² KRIES, J. v. (unter Vermissen für rotes Licht entsprechend dessen geringem Dämmerungswert): Z. Psychol. u. Physiol. **12**, 22 (1896) — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 223 (1905) — Klin. Mbl. Augenheilk. **70**, 577, spez. 600 (1923). Vgl. auch NAGELS Beobachtungen über den Dämmerungswert des „ghost“ bei Rotgrünblinden [Z. Psychol. u. Physiol. **19**, 175, spez. 188 (1899)].

³ Ähnlich schließt sich nach BAYER (1926, spez. S. 313—317) bei schwacher Reizung ein schwacher Nachbildschein von beträchtlicher Dauer direkt an die primäre Empfindung an, aus dem sich bei wachsender Intensität die Nachbildphasen durch Auftreten dunkler Intervalle entwickeln. Ähnlich ist der Effekt bei sehr starker Reizung (S. 319).

⁴ KRIES, J. v.: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, spez. 223 (1905).

⁵ HESS, C.: 1897 u. 1904. Zitiert auf S. 464 Anm. 6. — Vgl. auch F. W. FRÖHLICH: Z. Sinnesphysiol. **53**, 79 (1921) — Pflügers Arch. **198**, 147 (1923).

bei langwelligstem roten Licht nicht fehlende¹ Erscheinungsweise sei als PURKINJESCHES Phänomen im Nachbilde bezeichnet; sie erweist sich in der Fovea als modifiziert, jedoch nicht als fehlend. Ähnlich wie zum Nachweis des PURKINJESCHEN Phänomens im Vorbilde (vgl. oben S. 379) sind zum Nachweis im Nachbilde wie zur Beobachtung des Ablaufens sämtlicher Nachreaktionsphasen auch innerhalb der Fovea folgende Bedingungen zu erfüllen: genügende Intensität, speziell kurzwelliger Lichter unter Berücksichtigung der macularen Absorption, geeigneter Grad von Dunkeladaptation, Meiden eines hellen Fixationszeichens (HESS).

Die auffallende farblose Nachbildkomponente nach farbiger Reizung des dunkeladaptierten Auges gibt die Grundlage ab für eine Teilerscheinung des sog. *Phänomens der flatternden Herzen*, nämlich für die Erscheinung eines farblosen Anhängsels, welches ein blaues oder grünes Scheibchen bei Bewegungen desselben (oder des Auges) vor einem roten Grunde — für den dunkeladaptierten Beobachter — hinter sich herzuschleppen scheint². Andererseits scheinen die roten Teile eines Musters, bestehend aus roten Papierschnitzeln auf blauem Grunde oder aus roten und blauen Streifen, den blauen Teilen beim Wandernlassen des Bildes über die Netzhaut voranzueilen (WHEATSTONE, BREWSTER, DOVE, SCHAPRINGER, SZILI, Mc DOUGALL), was auf eine entsprechende Verschiedenheit der E.Z. für rotes und blaues Licht unter den gewählten Bedingungen zu beziehen ist (HELMHOLTZ³ — vgl. oben S. 426). Dieses Verhalten gilt allerdings nur bei mäßiger Dunkeladaptation, nicht allgemein (KRONENBERGER⁴). — Auf die späteren Phasen (VI, VII, VIII) der Nachreaktion hat die Dunkeladaptation keinen wesentlichen Einfluß⁵.

Die farbignegative Phase der Nachreaktion ist besonders deutlich, solange die adaptative Empfindlichkeitssteigerung sehr rasch erfolgt, und bei Benutzung länger dauernder Reize. Interessant ist, daß bei Verwendung von rotem Licht, und zwar in sehr kurzer Reizdauer (4–5 σ), unabhängig von Lichtstärke und Adaptationszustand, nach einem anscheinend etwas kürzeren oder fehlenden 1. Intervall zwar eine 1. und eine 2. farbigpositive Phase (vgl. dazu auch S. 468

¹ Vgl. auch K. VOGELSANG: *Erg. Physiol.* **26**, 122, spez. 155 (1927).

² HELMHOLTZ, H. v.: *Physiol. Optik*, 1. Aufl. S. 383; 2. Aufl. S. 533; 3. Aufl. **2**, 218. — MAYERHAUSEN: *Graefes Arch.* **30** (2), 191 u. (4), 311 (1884). — SZILI, A.: *Arch. (Anat. u.) Physiol.* **1891**, 157 — *Z. Psychol.* **3**, 359 (1892). — HESS, C.: 1904, spez. S. 260. Zitiert auf S. 464 Anm. 6. — McDOUGALL, W.: *Brit. J. of Psychol.* **1**, 428 (1905). — FRÖHLICH, F. W.: *Verh. dtsch. physiol. Ges.* 1927 (unter Demonstration einer Anordnung, bestehend aus einem größeren weißen Ring und einer kleinen grauen Zentralscheibe auf blauem Grund, welche sich bei Verschiebung des Papierblattes gegeneinander zu bewegen scheinen). — Auch das von ELISABETH LINNÉ (1762) beobachtete sog. *Blitzen der Blüten* beruht — abgesehen von der Erhellung des Eindrucks beim Wandern des Blickes bzw. beim Übergang in das indirekte Sehen — auf dem sog. „ghost“, d. h. der farblospositiven kombiniert mit der farbignegativen Phase des Nachbildes bei Dämmerungssehen [vgl. C. HESS: *Naturwiss. Z. Forst- u. Landw.* **12** (1914). — SCHLEIERMACHER, A.: *Biol. Zbl.* **35**, 1 (1915) — gegenüber F. THOMAS: *Das Elisabeth Linné-Phänomen*. Jena 1914].

³ HELMHOLTZ, H. (zitiert Anm. 2); J. v. KRIES [Zusätze **2**, 269 (1911)] und McDOUGALL (zitiert Anm. 2) ziehen eine Verschiedenheit der E.Z. des Stäbchenapparates für lang- und kurzwellige Lichter heran — vgl. dazu K. VOGELSANG: *Erg. Physiol.* **26**, 122, spez. 132 (1927).

⁴ Bei fortschreitender Dunkeladaptation kehrt sich das Verhalten sogar um. Das anfängliche Voraneilen des Rot ist darauf zurückzuführen, daß das kritische Stadium mit Verlängerung der E.Z. für blaues Licht früher erreicht wird als für rotes; das spätere Zurückbleiben des Rot darauf, daß andererseits die nachkritische sekundäre Verkürzung der E.Z. für blaues Licht früher eintritt als für rotes Licht [P. KRONENBERGER: *Pflügers Arch.* **211**, 454 (1926)].

⁵ NAGEL, W. A.: Zusatz zu HELMHOLTZ: *Physiol. Optik*, 3. Aufl. **2**, 277 (1911) — vgl. auch H. J. WATT (unter W. A. NAGEL): *Z. Sinnesphysiol.* **41**, 312 (1906).

Anm. 3) zu beobachten sind [HESS (1900), ELLIS (1901), Mc DOUGALL (1904), FRÖHLICH¹ — DITTLER und EISENMEIER vermießen für Spektralrot die 1. farbig-positive Phase], hingegen das 1. farbnegative Nachbild (PURKINJESCHE Nachbild) unter gewissen Bedingungen fehlt (DAVIS, BIDWELL, v. KRIES, DITTLER und EISENMEIER) oder wenigstens relativ schwer hervorrufbar ist, dann jedoch — bei nicht zu hoher Lichtstärke — ebenso deutlich ist (wenn auch evtl. nicht scharf getrennt vom HESSschen Nachbild — FRÖHLICH) wie das (gelbliche) HERINGSche und das HESSsche farbigpositive Nachbild² (BAYER — vgl. bereits CHARPENTIER). Dies gilt sowohl von der Fovea wie vom indirekten Sehen. Reines rotes Licht nimmt somit eine gewisse Sonderstellung ein, die jedoch wohl nur auf seiner relativ geringen Reizwirkung beruht.

Die Stärke der Lichtreize hat keinen wesentlichen Einfluß auf den Ablauf der Nachreaktion, beschleunigt im allgemeinen die Anfangsphasen, verstärkt und verlängert hingegen die 3. farblospositive (HESSsche) Phase³. Entscheidend ist die subjektive Helligkeit, nicht die Lichtstärke an sich, indem der Verlauf der Netzhauterregungen bei subjektiv gleich hellen, jedoch objektiv verschiedenstarken Lichtern keinen wesentlichen Unterschied ergibt (WATT). — Bei überstarken blendenden Reizen — beispielsweise nach Blick in die Sonne oder eine Bogenlampe — treten auch ohne merkbare Farbigkeit des Vorbildes im *Blendungsnachbilde* (speziell untersucht von PLATEAU, FECHNER, SEGUN⁴) Farben auf, und zwar speziell Blaugrün und Gelbrot, welche in erster Linie auf Kontrast zu dem gleichfalls dabei verstärkten und nachwirkenden diascleralen Seitenlichte zu beziehen sind und mit Wechsel der Helligkeit des Grundes wechseln. Die mehrfach gemachte Angabe, daß farblose oder unterschwellig farbige Eindrücke auch bei nichtblendender Helligkeit farbige Nachbilder ergeben können⁵, ist auf eine tatsächliche farbige

¹ F. W. FRÖHLICH [Z. Sinnesphysiol. **53**, 108 (1921)] macht für rotes Licht folgende Angaben:

	HERINGSches Nachbild	PURKINJESches Nachbild	HESSsches Nachbild
bei 150 Einheiten . . .	bis zu 30 σ nach der Belichtung dauernd	in der Zeit von 60—200 σ	nach 260 σ beginnend
bei 1000 Einheiten . . .	in der Zeit von 80—150 σ	nach 260 σ beginnend	

Die Zeiten erwiesen sich direkt abhängig von der Stärke und Dauer des Lichtreizes sowie von der Breite und der Geschwindigkeit des verwendeten Spaltes, auch von der gereizten Netzhautregion. Vgl. auch die Tabelle auf S. 469.

² Bereits C. HESS [S. 468 (1897), zitiert auf S. 464 Anm. 6] beschreibt eine deutlich komplementäre Färbung bei rotem Glaslicht von größerer Wellenlänge als $623\mu\mu$, und zwar „in unmittelbarem Anschluß an die primäre Erregung“, gefolgt von einem dunklen Intervall und einer (2.) farbigpositiven Phase (5 bzw. VII), deren Färbung sehr rasch abnimmt, so daß sie bald angenähert farblos erscheint. Vgl. A. CHARPENTIER: Arch. de Physiol. **24**, 541, spez. 545 (1892).

³ Vgl. u. a. H. WIRTH: Arch. f. Psychol. **46**, 125 (1924) — S. W. KRAVKOV: Ebenda **48**, 74 (1924) — Pflügers Arch. **202**, 112 (1924).

⁴ HELMHOLTZ, H. v.: Physiol. Optik, 1. Aufl. S. 371; 3. Aufl. **2**, 208. — AUBERT, H.: S. 370 ff. (1865). — WASBURN: Psychologic. Rev. **7** (1900). — Mc DOUGALL: Mind, N.S. **10**, 235 (1901). — WYDLER, V.: Z. Augenheilk. **27**, 299, 428, 524 (1912). — HOMUTH: Arch. f. Psychol. **24**, 181 (1913). — BERRY, N.: Psychologic. Bull. **19**, 307 (1922). — Vgl. auch W. COMBERG: Graefes Arch. **108**, 295 (1922). — SHUEY, A. M.: Amer. J. Psychol. **38**, 559 (1924). — WEWE, H.: Brit. J. Ophthalm. **9**, 627 (1925).

⁵ AUBERT, H. (Bläulichfärbung der negativen Nachbilder eines schwarzen Quadrates): S. 360 (1865), ferner, im Anschlusse an W. TSCHERMAK sowie FERNALD, J. W. BAIRD: Psychologic. Rev. **21**, 70 (1914). — NEWHALL, S. M. u. R. DODGE: J. of exper. Psychol. **10**, 1 (1927). — BERRY, W.: Amer. J. Psychol. **38**, 584 (1927) — bestritten von TITCHENER u. PYLE: Proc. Amer. philos. Soc. **40**, 366 (1908).

Verstimmung des Auges zu beziehen. Speziell ist eine solche „Farbeninduktion durch weißes Licht“ bei allmählicher, unbemerkt bleibender Farbenbeimengung zum Vorbilde zu beobachten¹. Das Hervortreten von Farbigkeit im negativen Nachbilde, wie es bei plötzlicher Intensitätsminderung eines Reizlichtes erfolgt, läßt sich geradezu verwenden, um zwischen chromatischem und neutralem Charakter eines „farbloßen“ Lichtes zu entscheiden (vgl. S. 342, 447, 451, 456). Nur bei Neutralstimmung fordern die antagonistischen Urfarben, ebenso neutrales Weiß und Schwarz, einander im Nachbilde, während sich bei farbigter Verstimmung charakteristische Abweichungen von dieser Beziehung ergeben.

Die Dauer sowie die Flächengröße² der Lichtreize bestimmt in gewisser Proportionalität die Stärke und Dauer der Nachreaktion. Oberhalb eines gewissen Wertes an Reizdauer ergibt sich dadurch eine Komplikation, daß sich die Anfangsphasen zusammendrängen, z. T. schon während des Fortwirkens des Lichtreizes ablaufen, so daß bei übermomentaner Dauer und geeigneter Lichtstärke nur mehr eine relativ flüchtige positive Anfangsphase gefolgt von einer längeren negativen Phase, bei noch längerer Reizdauer (von mehreren Sekunden) kaum mehr eine Anfangsperiodik merklich ist und nur mehr eine langanhaltende, an Helligkeit und Farbe negative Phase³ hervortritt, welche der 2. farbignegativen Phase (VIII b) bei kürzer dauernder Reizung entspricht; eine angedeutete positive, vielleicht auch eine weitere negative Phase können darauf folgen, wobei der Umschlag von der farbignegativen in die farbigpositive Phase und umgekehrt durch ein mehr oder weniger farbloßes Stadium hindurch geschieht. Diese Erscheinungsweise der Nachreaktion nach farbigen wie farblosen Reizen von mehreren Sekunden Dauer wird als „*negatives Nachbild*“ schlechthin oder als *Sukzessiv- bzw. Nachkontrast* bezeichnet. — Unter den farbigen Komponenten der Nachreaktion verläuft die rotgrüne rascher als die gelbblaue, so daß sich eine Tonänderung wie bei länger dauernder Betrachtung des Vorbildes ergibt. Urfarbige Vorbilder erzeugen bei Neutralstimmung (aber nur bei dieser! — vgl. S. 474) urfarbige Nachbilder, die im Verlaufe nur ihre Sättigung und Nuance ändern, nicht aber ihren Farbenton. Auch die farbignegative Phase kann schon während länger dauernder Beobachtung hervortreten (FECHNER, AUBERT⁴) und wie ein das Vorbild verdeckender Schleier erscheinen oder gar, zumal bei einem plötzlichen Herabsetzen der Stärke des fortdauernden Lichtreizes, eine Kompensation zu Grau, ja einen Umschlag des Eindruckes in die Gegenfarbe bewirken (HERING⁵).

Die lange dauernden Nachbilder, wie sie bei langdauernder Reizung erhalten werden, zeigen in ihrer Helligkeit und Farbe eine deutliche kontrastive Abhängigkeit vom Hintergrunde, speziell führt Öffnen und Schließen des Auges zu Phasenwechsel. Außerdem läßt plötzliche gleichmäßige Mehrung oder Minde-

¹ NEWHALL, S. M. u. R. DODGE: J. of exper. Psychol. **10**, 1 (1927).

² Allerdings liefern überhaupt konturierte Flächen mit Helligkeitssprung an den Rändern leichter Nachbilder als ausgedehnte (JABLONSKI, W.: Verh. dtsch. ophthalm. Ges. 1928).

³ Über deren Latenzstadium vgl. L. FRÉDÉRICQ: Arch. internat. Physiol. **21**, 112 (1923). — Siehe auch C. C. BRADDOCK: Amer. J. Psychol. **35**, 157 (1924).

⁴ AUBERT, H.: S. 512 (1876).

⁵ HERING, E. (unter spezieller Beobachtung an urfarbigen Spektrallichtern bei Neutralstimmung nach 20 Sek. Einwirkungsdauer): G.-Z. S. 290ff. Benutzt in der HERINGSchen Sukzessivkontrastmethode bei R. DITTLER und Y. SATAKE [Z. Sinnesphysiol. **48**, 248 (1914)]. Auf ein Hervortreten des negativen Nachbildes infolge plötzlicher Herabsetzung der Lichtstärke ist auch der Umschlag einer zunächst farbig gesehenen Fläche in die Gegenfarbe beim Zukneifen der Lider [BALEY, S.: Ebenda **49**, 79 (1915)] zu beziehen. Vgl. auch die Beobachtungen über komplementäre Nachbilder von A. JUHÁSZ: Ebenda **51**, 233 (1920).

rung der Lichtstärke im gesamten Gesichtsfelde an einem positiven Nachbilde eine rasch vorübergehende negative Oszillation erkennen (HESS 1920). Langanhaltende Nachbilder können anscheinend spontan (nicht bloß nach Augenbewegung¹) zeitweilig verschwinden und dann wiederkehren, wobei Wechsel der Helligkeit des Grundes bzw. wiederholter Augenschluß die Persistenz begünstigt (PLATEAU, AUBERT²). Bei wiederholter Beanspruchung nimmt die Dauer des Nachbildes ab. Gleichfarbige Verstimmung (ebenso gleichfarbige Nebenreizung) verlängert, gegenfarbige verkürzt die Dauer; beide Eingriffe haben verkürzende Wirkung, wenn noch eine farbige Verstimmung des anderen Auges vorausgeschickt wurde (GELLHORN). Die lange dauernden negativen Nachbilder nach längerer Fixation lassen sich sehr zweckmäßig zur Kennzeichnung gewisser Regionen oder Schnitte der Netzhaut und zum Aufsuchen der zugehörigen Stellen im Außenraume verwenden, wie dies in den Kapiteln über Raumsinn und über Augenbewegung mehrfach zu erwähnen sein wird. — Bezüglich der *Helligkeit der Nachbilder* sei einerseits auf die bereits oben eingestreuten Bemerkungen verwiesen, welche das Verhalten der einzelnen Phasen nach kurz-dauernder Reizung betreffen; andererseits wurde die als FECHNER-HELMHOLTZ-scher Satz bezeichnete Proportionalität zwischen der Stärke eines länger dauernden Reizes und der Helligkeit des negativen Nachbildes bzw. dem sog. Nachbildmaße bereits oben (S. 394) im Anschluß an das WEBER-FECHNERSche Gesetz behandelt.

Die Bedeutung, welche dem *Zustand* bzw. der Dunkeladaptation zukommt, und zwar im Sinne von Beschleunigung, ja Zusammendrängen der farblosen Anfangsphasen und Zurücktreteten der farbigen Phasen, hingegen Verlängerung des Gesamtverlaufes evtl. durch weitere Phasen, wurde bereits oben (S. 470) gewürdigt. Auf den Farbenton der Nachbilder nimmt die farbige Verstimmung, wie sie in wechselndem Sinne und Ausmaße bereits bei gewöhnlicher Beobachtung im Tageslicht besteht, maßgebenden Einfluß (vgl. oben S. 342, 449). Der Farbenton negativer Nachbilder, wie sie nach länger, d. h. mehrere Sekunden dauernder Einwirkung farbiger Reize erhalten werden, entspricht dann nicht genau der Gegenfarbe, wie sie die Empfindungsanalyse (genau allerdings nur bei urfarbigen Lichtern!) festzustellen vermag, und wie sie am unverstimmten Auge, also schon nach kurzem Lichtabschluß, im Nachbild hervortritt. Vielmehrer ergibt sich im ersteren Fall eine *Diskrepanz von Nachbildfarbe*, ebenso von Kompensations- und Kontrastfarbe (vgl. S. 407, 486), *gegenüber der* zu erwartenden *Gegenfarbe* (TSCHERMAK³). Eine solche Abweichung der einander im Nachbilde „fordernden“ Farben von

¹ Eine kausale Verknüpfung von Augenbewegungen und Schwankungen des negativen Nachbildes bestreitet E. HERING unter Betonung des endogenen Ursprunges der Oszillationen, während E. FERREE (1908, zitiert auf S. 464 Anm. 6) einen ursächlichen Zusammenhang vertritt, was hinwiederum K. GRÜNBERG (1913, zitiert auf S. 464 Anm. 6) widerlegte.

² AUBERT, H.: S. 375, 377 (1865); S. 556 (1876). — HOMUTH, P. (Oszillieren von Blendungsnachbildern): Arch. f. Psychol. **26**, 225 (1913). — COMBERG, W.: Graefes Arch. **108**, 295 (1920). — Betr. Wiedererwecken von Nachbildern durch einen zweiten Reiz s. SWINDLE: Amer. J. Psychol. **28**, 349 (1917). — TROLAND: Ebenda **28**, 497 (1917).

³ TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. **117**, 473 (1907). — Siehe dazu auch R. HILBERT: Z. Psychol. u. Physiol. **4**, 74 (1893). — JUHÁSZ, A.: Z. Sinnesphysiol. **51**, 233 (1920). — BOHNENBERGER, F. (unter Berücksichtigung der Abweichung der Nachbildfarbe für Gelb, Orange, Blau, Blaugrün gegen Rot hin): Ebenda **57**, 235 (1926). — Auch F. W. EDRIDGE-GREEN u. A. W. PORTER [J. of Physiol. **48**, XXVI (1914)] finden bei Häftung des Spektrums einer farblosen Lichtquelle die Farbe des negativen Nachbildes vom Gemische der einen Hälfte und die Farbe des Gemisches der anderen Hälfte nicht genau identisch, also keine strenge Komplementz von Vor- und Nachbildfarbe. HAAN, K. DE u. G. GRIJNS [Arch. néerl. Physiol. **11**, 380 (1926)] finden die Farbe des negativen Nachbildes und des Simultankontrastes übereinstimmend.

den gegenfarbigen Paaren hat zuerst GOETHE¹ festgestellt; ja er gründete seine Farbenlehre ganz wesentlich auf seinen Nachbildkreis (vgl. Abb. 169). Im GOETHEschen Farbentonkreis stehen Rot und Bläulichgrün statt Urgrün, sowie Grün und Bläulichrot statt Urrot, ferner Gelb und Rötlichblau statt Urblau, sowie Blau und Rötlichgelb statt Urgelb einander gegenüber. Die negativen Nachbilder von Gelb und Blau zeigen bei GOETHE eine deutliche Rotaddition, jene von Rot und Grün eine mäßige Blauaddition. Eine solche Abweichung entspricht einer farbigen Verstimmlung des an Tageslicht adaptierten Auges, und zwar die deutliche Rotaddition infolge der (fast) ständig vorhandenen Rotverstimmlung, die mäßige Blauaddition infolge der bei früher Tagesstunde und trüber Atmosphäre daneben bestehenden Blauverstimmlung, welche später bzw. bei klarer Luft einer Gelbverstimmlung Platz macht (vgl. oben S. 343). Durch künstliche farbige Verstimmlung, wie sie vorausgeschicktes Vorsetzen eines farbigen Glases oder längeres Fixieren eines farbigen Feldes bewirkt, läßt sich ganz regulär die Nachbildfarbe innerhalb des Spektrums über die Gegenfarbe „hinaus“ verschieben (TSCHERMAK). Verstimmlung durch urfarbiges Licht verschiebt, wie oben (S. 448) ausgeführt, im „Vorbilde“ den gleich- und den gegenfarbigen Spektralpunkt nicht, wohl aber die beiden disparatfarbigen Punkte gegen das verstimmende Licht hin: es gewinnen also die beiden bisher disparat-urfarbigen Lichter eine gegenfarbige Nebenvalenz — so erscheint bei Verstimmlung durch Urrot das bisher urgelbe Licht grünlichgelb, das bisher urblaue grünlichblau und folgt dementsprechend als Gegenreaktion auf „Gelb“ ein rötlichblaues, auf „Blau“ ein rötlichgelbes negatives Nachbild. Analog fällt bei Blauverstimmlung das negative Nachbild von Urrot nun bläulichgrün, von Urgrün nun bläulichrot aus — bei Gelbverstimmlung hingegen gelblichgrün und gelblichrot. Man kann kurz sagen: Verstimmlung durch ein urfarbiges Licht verschiebt im Vorbilde die (disparatfarbigen) Kardinalpunkte nach diesem Lichte hin, im Nachbilde von diesem weg; Verstimmlung durch ein mischfarbiges Licht bringt im Vorbilde den zu-

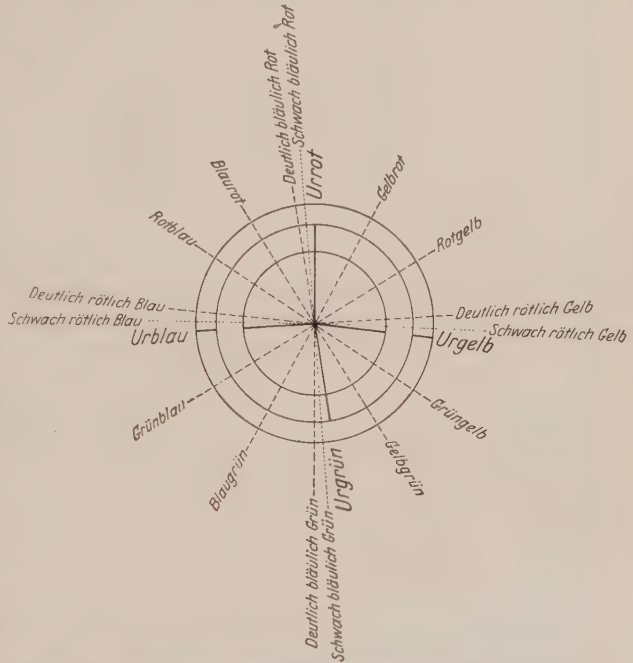


Abb. 169. Farbentonkreis nach GOETHE mit Gegenüberstellung der Farben, welche für das durch trübes (blaurotes) Tageslicht verstimmte Auge einander im Sukzessivkontrast oder negativen Nachbild „fordern“.

weil; Verstimmlung durch ein mischfarbiges Licht bringt im Vorbilde den zu-

¹ GOETHE, W. v.: Farbenlehre S. 50, 56, 58. Tübingen 1810. — Vgl. die bestätigenden Beobachtungen von H. AUBERT (1865, S. 365ff.; 1876, S. 562), woselbst auch Angaben über andersgeartete Fälle von Diskrepanz. — Siehe ferner E. v. BRÜCKE: Denkschr. Akad. Wiss. Wien **3**, 100 (1851) — Pogg. Ann. **84**, 418 (1851). — HERING, E.: L.-S. 1874, S. 44, 45, 46. — Über Nachbilder bei verschiedenen Typen des Farbensinnes vgl. A. GUTTMANN: Z. Psychol. **57**, 271 (1910) — Z. Sinnesphysiol. **51**, 165 (1920) — vgl. oben S. 356ff.

gehörigen Quadranten des Farbenkreises zur Schrumpfung, den gegenfarbigen Quadranten zur Schwellung — im negativen Nachbilde umgekehrt den zugehörigen Quadranten zur Schwellung, den gegenfarbigen zur Schrumpfung. — Im Gegensatz dazu stimmen bei farbiger Neutralstimmung des Auges Nachbildfarbe und Gegen- bzw. Kompensationsfarbe strenge überein. Dementsprechend ergibt dann auch ein rein weiß erscheinendes Licht ein völlig farbloses Nachbild; es gehören eben Weiß und Schwarz wie Gegenfarben zueinander — auch für sie kommt eben bei Neutralstimmung eine sonst bestehende „Nachbildabweichung“ in Wegfall. Darauf beruht die Prüfung eines weißen Mischlichtes auf Neutralität nach der Sukzessivkontrastmethode nach HERING¹ — (vgl. oben S. 451).

Auch vom Allgemeinzustande scheint die Neigung zur Nachreaktion in erheblichem Maße abhängig; im Zustande nervöser Überreizung sind die optischen Nachbilder erheblich stärker und aufdringlicher. Schon Personen jugendlichen Alters können Nachbilder sehr gut beobachten. Speziell bezüglich des Nachbildverlaufes nach länger dauernder Belichtung ergeben sich individuelle Differenzen².

Die *Netzhautstelle* hat auf die Nachreaktion nur insofern Einfluß, als die einzelnen Phasen im fovealen Bezirke — und zwar mit einem Maximum im Netzhautzentrum — etwas zurückbleiben gegenüber dem indirekten Sehen. Beim Vorbeiführen eines relativ langen Streifens vor dem festgehaltenen Auge zeigen daher die einzelnen Nachbildphasen eine deutliche Einknickung, ebenso etwas geringere Helligkeit und Deutlichkeit entsprechend der fovealen Region (HESS, 1904); das dunkle (2.) Intervall erscheint schmaler als im indirekten Sehen; ebenso hinkt der Nachbildablauf im Infeld einer BUNSEN-LUMMERSchen Fleckanordnung oder im Zentrum eines Lochmusters deutlich nach, dauert aber auch länger an. Solches gilt auch für den durch Dunkeladaptation modifizierten Ablauf nach farbigen Reizen (HESS, M. H. FISCHER), wobei die farblose Phase der Nachreaktion foveal kürzer andauert. Bei einzelnen Beobachtern bedarf es höherer Intensitäten und Adaptationsgrade zur Nachbilderzeugung im Netzhautzentrum, speziell bezüglich des PURKINJESchen Nachbildes (HESS, FRÖHLICH), so daß es im Einzelfalle, speziell bei Verwendung eines hellen Fixierzeichens, zu einem fovealen Ausfall des PURKINJESchen Nachbildes bei hell- und seiner Modifikation bei dunkeladaptiertem Auge kommen kann (v. KRIES³, NAGEL, PERTZ, SAMOJLOFF). Ein Schluß auf eine funktionelle Sonderstellung des Netzhautzentrums (v. KRIES) ist aber daraufhin nicht berechtigt, zumal da unter geeigneten Bedingungen ein wesentlich übereinstimmender Ablauf sicherzustellen ist, so bei Fixation der Mitte zwischen zwei Lichtpunkten oder in einem Leuchtfarbenringe oder bei Benutzung eines Lochmusters oder endlich bei Umrandung der Fovea mit einem anhaltenden ringförmigen Nachbilde (HESS, M. H. FISCHER). Auch bei Totalfarbenblinden besteht kein regionaler Nachbildaussfall, wohl aber eine foveale Verzögerung der Phasen wie beim Normalen (HESS und HERING, A. v. HIPPEL, HESS). — Je exzentrischer die Reizung

¹ DITTLER, R. u. Y. SATAKE: Z. Sinnesphysiol. **48**, 240 (1914).

² Betreffe individueller Unterschiede in der Dauer der Nachreaktion, speziell kürzerer Dauer bei sog. anomalen Trichromaten vgl. A. GUTTMANN [Z. Psychol. **57**, 271 (1920) — Z. Sinnesphysiol. **51**, 165 (1920)], ferner W. COMBERG: Graefes Arch. **108**, 295 (1922).

³ KRIES, J. v. („Springen“ oder „Durchschlüpfen wie durch einen Tunnel“); Graefes Arch. **92** (3), 95 (1896) — Z. Psychol. u. Physiol. **12**, 83 (1896); **25**, 239 (1901); **29**, 81 (1902) (Ausdehnung: 3° 9' L.A., 2° 41' R.A. bei v. KRIES, 2° 8' L.A., 1° 59' R.A. bei PERTZ) — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 225 (1905). — SAMOJLOFF, A. (Ausdehnung ca. 3°): Z. Psychol. u. Physiol. **20**, 118 (1899). Vgl. dazu S. 432. — Demgegenüber betont C. HESS die deutliche foveale Kontinuität eines ausgedehnt flächenhaften Nachbildes, eines Muster-Nachbildes (Loch- oder Scheibehennmuster), eines gleitenden Nachbildstreifens, ebenso das Verhalten bei Nachbildumrahmung des Netzhautzentrums. Vgl. auch die positiven Angaben von A. CHARPENTIER, H. C. HAMAKER.

erfolgt, um so rascher ist die Entwicklung, um so kürzer die Dauer des negativen Nachbildes nach einem Zeitreiz (PURKINJE, AUBERT, WALTHER, GELLHORN, FRÉDÉRICQ). Gewisse zeitliche Unterschiede im Nachbildverlaufe bestehen auch zwischen den einzelnen Netzhautquadranten; so halten Nachbilder nach langdauernder Reizung in der temporalen und unteren Hälfte länger als in der nasalen und oberen Hälfte der Netzhaut (WALTHER und TSCHERMAK). Innerhalb eines ausgedehnten längerdauernden Nachbildes verläuft die Reaktion nicht genau simultan, so daß eine Figur in unabhängige Gestaltselemente zerfallen kann¹.

Die rhythmische Nachreaktion beruht, wie bereits betont (S. 465), wohl nicht auf einer bloßen Nachwirkung im Reizvermittler (etwa in den photochemischen Sehstoffen), sondern ist wohl in erster Linie — wenn auch nicht ausschließlich, zumal anfangs — auf den eigentlich nervösen Anteil zu beziehen. Vermutlich beschränkt sie sich auch nicht auf die Netzhaut², sondern umfaßt auch mehr zentrale Anteile des Sehorgans³. Als Grundlage der Nachreaktion wurde von FECHNER⁴, HELMHOLTZ⁵, FICK und GÜRBER⁶ eine von der Nachbarschaft unabhängige Ermüdung der einzelnen Sehfeldelemente — bzw. eine Modifikation des Eigenlichtes — angenommen, während PLATEAU, HERING, G. E. MÜLLER die Nachreaktion als endogene Oszillation (C. A. YOUNG⁷ gar als eine Art von Wellenreflexion), die gegenfarbigen Phasen — den sog. Sukzessivkontrast — als antagonistische Reaktion auffassen⁸. Gegen eine Zurückführung auf Modifizierung des Eigenlichtes spricht schon der Umstand, daß sich auch die Reizwirkung eines nachträglich einwirkenden, sog. reagierenden Außenlichtes als qualitativ verändert erweist⁹. — Die Tatsache, daß das negative Nachbild eines

¹ ROTHSCCHILD, H. (unter Zurückführen auf zentrale Faktoren): Graefes Arch. **112**, 1 (1923). — Hier sei auch auf die Ausführungen F. W. FRÖHLICHs [Zbl. Physiol. **28**, 759 (1914)] über Phasendifferenz der Nachbilder benachbarter Sehfeldstellen und über deren Bedeutung für gewisse Kontrasterscheinungen hingewiesen.

² Zeigen doch die Nervenzellen — wie die Vorderhornzellen und die Reflexbögen —, aber auch die abgetrennten Nervenfasern und die Muskelfasern deutliche Neigung zu rhythmischer Reaktion und Nachreaktion [vgl. speziell T. G. BROWN: Proc. roy. Soc. Lond. **84**, 302 (1911) — Erg. Physiol. **13**, 454 (1913); **15**, 480 (1916)].

³ So sieht F. W. FRÖHLICH [Grundzüge der Lehre von Licht- und Farbensinn, spez. S. 47, Jena 1921 — Z. Sinnesphysiol. **52**, 60, spez. 84 (1921); **53**, 79, 108 (1921)] in der Periodik der Nachreaktion den Ausdruck einer periodischen Reaktion nicht der Netzhaut, sondern des Sehzentrums, bei welcher antagonistische Erregungs- und Hemmungsvorgänge wechseln (vgl. auch L. BAYER: Z. Biol. **85**, 299 (1926)). Für einen cerebralen Sitz der Nachbilder ist speziell B. BOCCI eingetreten [Policlinico **1897**, Suppl. fasc. 1; **1898**, 383, ref. Z. Psychol. u. Physiol. **18**, 290 (1898) — Fisiologia del sistema nervoso, Parte I. Siena 1908 — vgl. auch A. MOCHI: Z. Sinnesphysiol. **44**, 81 (1910)].

⁴ FECHNER, G. TH.: Pogg. Ann. **44**, 221, 513 (1838); **45**, 227 (1838); **50**, 193, 427 (1840).

⁵ HELMHOLTZ, H.: Physiol. Optik, 1. Aufl. S. 219; 3. Aufl., **2**, 219.

⁶ FICK, A. (mit GÜRBER): Graefes Arch. **36** (2), 248 (1890); **38** (1), 118, 352; **38** (3), 300 (1892).

⁷ YOUNG, C. A.: Philosophic. Mag. a. J. of Sci. **43**, 343 (1872).

⁸ Über den Versuch einer Analogisierung der Phasen der subjektiven Nachreaktion mit den Phasen der bioelektrischen Erregungsströme des Auges nach kurzdauernder Belichtung vgl. A. KOHLRAUSCH: Pflügers Arch. **209**, 607 (1925) — Tab. biol. **4**, 536 (1927); dazu die m. E. berechnete ablehnende Kritik bei L. BAYER [Z. Biol. **85**, 299 (1926)], K. VOGELSANG [Erg. Physiol. **26**, 122, spez. 178 (1927)] und bei F. W. FRÖHLICH (Vers. dtsh. physiol. Ges. **1927**), welcher die hochgradige Verschiedenheit der Erregungsströme bei Belichtung nur einer ableitenden Elektrode oder beider feststellte. — Eine Theorie der Nachbilder aus seiner Theorie von drei durch Ionenbildung reizend wirkenden Sehstoffen hat P. LASAREFF entwickelt [Pflügers Arch. **201**, 333 (1922)]; vgl. auch S. W. KRAVCOV: Ebenda **202**, 112 (1924).

⁹ Mit Recht speziell betont von J. v. KRIES: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 225 (1905). Siehe auch bereits u. a. H. PARINAUD: C. r. Soc. Biol., 13. Mai 1887. — R. H. GOLDSCHMIDTS historisch-kritische Darstellung: Arch. f. Psychol. **42**, 262 (1922).

dunklen Streifens auf hellerem Grunde eine absolute Aufhellung ergibt, ist mit der Ermüdungstheorie durchaus vereinbar (HERING¹). Im Gegensatz zu derselben läßt sich in diesem Falle das negative Nachbild nicht bloß als eine gegen-sinnige Erregungskomponente, sondern geradezu als Ausdruck einer gesteigerten Erregbarkeit auffassen (WIRTH²).

IV. Indirekte Reizwirkungen am Sehorgan.

(Simultankontrast, Induktion, Irradiation.)

A. Simultankontrast³.

1. Erscheinungen des Simultan- oder Nebenktrastes: Kontrastschwarz, Flächen- und Randkontrast.

Bereits die begründete Feststellung von Schwarz als einer elementaren Empfindungsqualität von prinzipiell gleicher Selbständigkeit und Wertigkeit mit dem Weiß hat uns zur Einsicht geführt, daß tiefes Schwarz oder eine Verschwärzlichung des andauernden Eigengrau nur⁴ durch gleichzeitige Belichtung einer benachbarten Netzhautstelle bzw. durch Erregung von Weißempfindung in der Nachbarschaft möglich ist (vgl. S. 302). Es handelt sich hiebei aber nur um einen Spezialfall des gegensätzlichen Einflusses, den gleichzeitige optische Eindrücke überhaupt aufeinander besitzen. Hierher gehört die altbekannte Bedeutung des „Hintergrundes“ für die scheinbare Helligkeit und Farbe sowie die subjektive Farbigkeit von Schatten in der Landschaft oder in besonderen experimentellen Anordnungen (bereits von W. GOETHE angegeben).

Die Änderungen der Helligkeit und Farbe, welche mehr oder weniger gleichmäßig auf Flächen durch gleichzeitige benachbarte Eindrücke hervorgerufen werden, lassen sich als „*Flächenkontrast*“ von dem „*Rand- oder Grenzkontrast*“, d. h. von den an den Grenzen differenter Eindrücke wahrnehmbaren, lokalen Kontrasteffekten oder besser den örtlichen Kontrastunterschieden trennen. Zur Illustration des farblosen Flächenkontrastes sei daran erinnert, daß wir — wie bereits oben (S. 298) bei Vorführung der Grauskala nach HERING (Abb. 115) betont wurde —

¹ HERING, E.: Graefes Arch. **37** (3), 1; **38** (2), 252 (1892).

² WIRTH, W.: Arch. f. Psychol. **46**, 125, spez. 145 (1924); **65**, 163 (1928).

³ An allgemeiner Literatur sei hier nur zitiert: HERING, E.: Zur Lehre vom Lichtsinn. 1878 — Pflügers Arch. **40**, 172 (1887); **41**, 1, 358 (1887); **42**, 119 (1888); **43**, 1 (1888); **47**, 236 (1890) — Z. Psychol. u. Physiol. **1**, 18 (1890) — G.-Z. S. 115ff. — MACH, E.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. II **52**, 303 (1865); **54**, 131, 393 (1866); **57**, 11 (1868); **115**, 1 (1906) — Vjschr. Psychiatr. **2**, 38 (1868) — Analyse der Empfindungen, 6. Aufl. S. 176ff. Jena 1906. — CHEVREUL, E.: De la loi du contraste simultané des couleurs. Paris 1889. — TSCHERMAK, A.: Über Kontrast und Irradiation. Erg. Physiol. **2** (2), 726–798 (1903). — An neuerer Literatur sei verwiesen auf: BLACHOWSKI, St. (Binnenkontrast): Z. Sinnesphysiol. **47**, 291 (1912); (bei Dunkeladaptation) ebenda **48**, 525 (1915). — STROHAL, R.: Ebenda **49**, 1 (1916). — KIPFER, R. (Beteiligung des Kontrastes an der elementaren Raumpfindung): Z. Biol. **68**, 163 (1918). — HESS, C.: Pflügers Arch. **179**, 50 (1920) — Methodik (1921). — KARRER, E. u. E. P. T. TYNDALL: Scient. Pap. Bur. of Stand. **5**, 679 (1920). — SCHJELDERUP, H. K.: Z. Sinnesphysiol. **51**, 19 (1920). — FRÖHLICH, F. W.: Ebenda **52**, 89 (1921). — KATONA, G. (Weißermüdung und Farbenkontrastschwellen): Ebenda **53**, 145 (1921). — ÖHRWALL, H.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **42**, 104 (1922). — SEFFERS, K.: Z. Sinnesphysiol. **53**, 255 (1922). — BAILEY-MAHIEU, L.: C. r. Soc. Biol. **89**, 1088 (1923). — EBERHARDT, M. (Farbenkontrast): Psychol. Forschg **5**, 114 (1924). — BERNARY, W. (Helligkeitskontrast): Ebenda **5**, 131 (1924). — MAGGIORE, L.: Ann. Ottalm. **53**, 193 (1925). — SCHJELDERUP-EBBE, Th.: Neue psychol. Stud. **2**, 61 (1926). — HEUVEN, J. A. VAN (Meßmethode): Brit. J. Psychol. **17**, 127 (1926).

⁴ Von der allgemeinen Verdunkelung des Schfeldes bei Reizung mit absteigendem Strom abgesehen!

den Eindruck eines und desselben farblosen Lichtes, beispielsweise einer Grauscheibe, durch bloßen Wechsel der Beleuchtungsstärke der Umgebung von Weiß durch Grau bis in Schwarz zu wandeln vermögen, ebenso den Eindruck durch Färbung der umgebenden Beleuchtung nach Belieben gegensinnig zu tönen. Ebenso erscheint ein von hinten schwach durchleuchtetes Loch (in einem Schirm) hell, auf dunklem Grunde dunkelgrau bis schwarz bei gleichzeitiger starker Weißbelichtung der Umgebung (so an dem Lochkasten Abb. 116 oder dem Nuancierungsapparat nach HERING Abb. 117). Infolge der Kontrastwirkung kann bei gleichen Lichtstärken eine große Verschiedenheit der Helligkeiten resultieren, umgekehrt Gleichheit der Helligkeiten bei starker Differenz der Lichtstärken (beispielsweise bei $I_1 = 47 \cdot I_2$ in einem Nuancierapparat nach HERING¹ mit gesonderter Variabilität der Durchstrahlung beider Löcher). — Andererseits sei die altbekannte Tatsache angeführt, daß eine und dieselbe Lichtstufe in großer Fläche weniger hell wirkt als in kleiner, obwohl im ersteren Falle infolge der Lichtaberration im Auge das einzelne Netzhautelement mehr Licht erhält als im letzteren: bei großflächiger Reizung drücken eben die einzelnen gleich stark erregten Elemente einander durch „*Binnenkontrast*“, während bei kleinflächiger, sozusagen isolierter Reizung die erregten Elemente von einer solchen Beeinträchtigung seitens der Umgebung mehr oder weniger frei bleiben. Es besteht eben nicht bloß zwischen Feldern von *verschiedener* Lichtstärke, sondern auch zwischen Feldern oder Feldteilen *gleicher* Lichtstärke eine gegensinnige Wechselwirkung (HERING², TSCHERMAK, BLACHOWSKI³). Ebenso wurde als Beispiel des farblosen Randkontrastes bereits die Grenzerhellung oder Grenzverdunkelung an den verschiedenen Grauringen einer MACHschen Stufenscheibe (s. Abb. 114) angeführt; analog verhalten sich neben- und hintereinanderliegende Landschaftskulissen oder eine Stufenreihe von Streifen aus verschiedenem Graupapier oder ein Fächer von Schatten, welche mehrere passend aufgestellte Lichter von einem dazwischengestellten Buch oder Stab entwerfen. Ebenso zeigt eine Grauscheibe auf schwarzem Grund einen helleren Randsaum und eine dunklere Mitte. — An Erscheinungen *farbigen* Kontrastes sei nur kurz angeführt die gegensinnige Verfärbung eines grauen Streifens oder Scheibchens (gleichgültig, ob subjektiv als selbständiges, darüber gelegenes Objekt aufgefaßt oder nicht!) oder einer farblos durchleuchteten Öffnung bei farbiger Umgebung, besonders wenn die Störung seitens kleinerer Unregelmäßigkeiten der Papiere, das sog. Korn, entweder durch Auflegen von Florpapier über die Papierproben oder durch Rotation auf dem Farbenkreisel be-

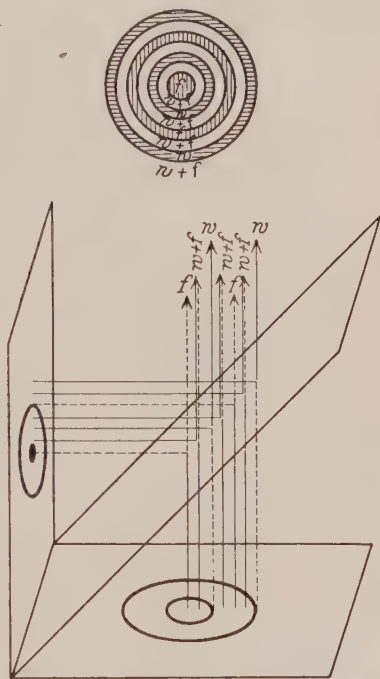


Abb. 170. Schema des Spiegelkontrastapparates nach RAGONA SCINA: Kontrastfarbig-Erscheinen der von weißem Licht erhellen Ringe (w) neben den von weißem und farbigem Licht ($w + f$) und den allein von farbigem Licht (f) erfüllten Ringen.

¹ HERING, E.: G.-Z. S. 198.

² Vgl. speziell E. HERING: G.-Z. S. 125.

³ Die mehrfach versuchte Bestreitung der Tatsächlichkeit des Binnenkontrastes (u. a. seitens PRANDTL) erscheint mir durchaus unberechtigt.

seitigt oder durch projektive Bilderzeugung vermieden wird. Gerade die Beseitigung von Ungleichmäßigkeiten an Struktur und Belichtung im kontrastleidenden Falle ist von entscheidender Bedeutung — ebenso das Unterlassen einer schwarzen Umrandung desselben; im ersteren Falle wirken die örtlichen Unterschiede an Helligkeitskontrast innerhalb des Feldes selbst störend, im letzteren Falle der Helligkeitskontrast an den Säumen des schwarzen Konturs. Als vorzügliche Demonstrationsmethode sei noch genannt der Spiegelkontrast, speziell in der von RAGONA SCINA (1847) angegebenen Form (vgl. Abb. 170), wobei infolge 45°-Stellung einer Platte aus farbigem Glas zwischen zwei Tafeln mit schwarzen Ringen auf weißem Grunde folgendes Kombinationsbild erhalten wird: auf farbig-weißgemischtem Grunde ($w + f$) sind konzentrische Ringe zu sehen, von denen die einen (f) ohne Zuspiegelung von weißem Licht satt farbig, die anderen bloß zugespiegeltes weißes Licht führenden Ringe (w) im Kontrast zu den ersteren und zum Grunde subjektiv gegenfarbig erscheinen.

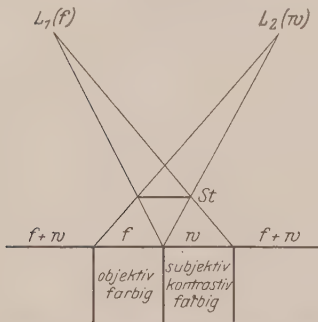


Abb. 171. Schema der Methode der doppelten Lichtquelle $L_1(f)$, $L_2(w)$ oder der farbigen Schatten eines Stabes (St): Kontrastfarbig-Erscheinen des von weißem Licht erhellten Schattens (w) neben dem von weißem und farbigem Licht erfüllten Grunde ($w + f$) und dem allein von farbigem Licht erhellten Schatten (f).

Ebenso sei der Methode der farbigen Schatten (BUFFON, GOETHE, CHEVREUL, HERING) gedacht, wobei zwei Lichtquellen — eine farbige und eine farblose — und ein schattenwerfender Körper, z. B. ein Stab, verwendet werden, also der seitens der einen Lichtquelle entworfene Schatten von der anderen aufgehellt wird (vgl. Abb. 171); der farblos aufgehellte Schatten erscheint im Kontrast zum farbig aufgehellten sowie zur gemischt beleuchteten Umgebung überraschend deutlich gegenfarbig — natürlich ohne daß eine objektive Veränderung dieses Lichtes einträte (angenommen von OSANN u. a.¹). Durchwegs muß zum Hervortreten von farbigem Kontrast der Forderung einer passenden Lichtstärke bzw. Helligkeit des an sich farblosen kontrastleidenden Feldes genügt sein; das Optimum wird etwa bei gleicher Helligkeit des farbigen kontrasterregenden und des

kontrastleidenden Feldes erreicht (FECHNER — vgl. unten S. 485 Anm. 3). An farbigen Scheibchen erscheint, ähnlich wie an grauen, die Mitte „gedrückt“, der Randsaum hingegen satter. Das Hervorgehen von Braun aus Gelb, speziell Rötlichgelb durch Hinzutreten von Kontrastschwarz hat bereits oben (S. 305) Erwähnung gefunden. Um den Simultan- oder Nebenktrast reinlich hervortreten zu lassen, bedarf es der Fesselung des Blickes durch ein Fixationszeichen und bloß momentaner Darbietung; bei Blickschwankungen mischt sich Sukzessiv- oder Nachkontrast (negative Nachreaktion) hinzu².

2. Kontrastgesetze.

a) Ausdehnungsgesetz.

Die gegensätzliche Einflußnahme eines örtlichen optischen Eindruckes auf die Helligkeit und Farbe seiner Nachbarschaft zeigt eine relativ weite Erstreckung (CHEVREUL, MACH), die allerdings mit der Entfernung deutlich, und zwar relativ rasch abnimmt (WUNDT, HERING), nicht einfach proportional dem Abstände

¹ Über andere Methoden zur Demonstration des farbigen Kontrastes, speziell die Doppelbildermethode (HELMHOLTZ, HERING) s. A. TSCHERMAK: Erg. Physiol. 2 (2) 726, spez. S. 742ff. (1903).

² HERING, E.: G.-Z. S. 118 (unter Wahrnehmung des Grenzktrastes auch im positiven Nachbilde nach $\frac{1}{40}$ '' Exposition) S. 137.

(NEIGLICK); bereits eine kleine Unterbrechung zwischen zwei Eindrücken oder gar eine scharfe schwarze Abgrenzung beeinträchtigt¹ die Wechselwirkung erheblich (HELMHOLTZ, MACH). Allerdings ist es nicht möglich, die antagonistische Wechselwirkung selbst bei maximaler Entfernung auf der Netzhaut ganz auszuschließen; überhaupt läßt sich eine Netzhautstelle nicht „isoliert“ betrachten. Die Bezeichnungen „kontrasterregendes Feld“ oder „induzierende Farbe“ und „kontrastleidendes Feld“ oder „induzierte Farbe“ gelten daher nur schematisch und nähern sich nur bei sehr erheblichem Größenunterschied der Richtigkeit. Zur Demonstration der weiten Erstreckung der Kontrastwirkung sei hier nur erinnert an das Verschwinden aller endogen oder exogen bedingten geringen Helligkeitsunterschiede im Sehfeld bei plötzlicher starker Belichtung einer beschränkten Netzhautregion durch einen glühenden Platindraht oder durch einen Funken (AUBERT — vgl. S. 298). Am stärksten fällt die Kontrastwirkung in einem Felde aus, wenn auf dieses von allen Seiten her aus unmittelbarer Nachbarschaft induzierend gewirkt wird — also auf einem Scheibchen oder Loch oder Streifen seitens des umschließenden Feldes oder Ringes (vgl. S. 302).

Die Reizschwelle ist innerhalb der von Kontrastschwarz erfüllten Netzhautregion deutlich erhöht, und zwar direkt proportional der Intensitätszunahme des Nachbarreizes²; die Unterschiedsempfindlichkeit erweist sich dortselbst als so stark gemindert, daß durch Kontrastwirkung selbst noch Lichtdifferenzen von 1:800 ausgelöscht werden (HESS). So versinken all die relativ lichtschwachen Details, welche wir beim Hinausblicken durch einen Fenster- oder Vorhangsausschnitt in die Dämmerung zunächst bemerken, in tiefes, gleichförmiges Kontrastschwarz, sobald wir im Zimmer Licht machen und dadurch die Umgebung des Ausschnittes erhellen. Abgestufte Beimengung von weißem Licht zum Ausschnitt bis zur Aufhebung der kontrastiven Verdunkelung (bzw. von gleichfarbigem Licht bis zur Aufhebung der kontrastiven Verfärbung bei farbiger Umgebung) gestattet sogar eine zahlenmäßige Charakteristik der Kontrastwirkung durchzuführen. — Innerhalb eines von einem „Umfeld“ umschlossenen „Infeldes“ erweist sich die Unterschiedsempfindlichkeit nahe dem Rande geringer als in der Mitte (BLACHOWSKI). Die Unterschiedsschwelle³ fällt am kleinsten aus bei Helligkeitsgleichheit beider Felder und wächst bei jeder Abweichung davon (DITTMARS, COBB und GEISSLER) — speziell bei Erhellung des Umfeldes (SCHJELDERUP — vgl. oben S. 389). Dieses Verhalten ist wohl darauf zu beziehen, daß Schwarzzuwachs zum Neutralgrau die Unterschiedsempfindlichkeit⁴ ebenso mindert wie Weißzusatz. Es wäre daher ganz unzulässig, wie dies geschehen, vorauszusetzen, daß Schwarzinduktion die Unterschiedsempfindlichkeit steigere. — Was den Einfluß der Ausdehnung des Infeldes auf den Schwellenwert betrifft, wird von den einen Autoren (BLACHOWSKI, SCHJELDERUP) Erniedrigung bei Vergrößerung angegeben, von anderer Seite hingegen — und zwar bei einem ganz bestimmten Verhältnis der Lichtstärken ($U : I = 2,32 : 1$) —

¹ Darauf ist die irrige Ansetzung von ein- und zweiäugigem Kontrast als gleich stark bei H. KÖLLNER [Arch. Augenheilk. **80**, 63 (1916)] zurückzuführen.

² Das Verhältnis $\frac{I_S}{I_{NR}}$ wird von G. HEYMANS als Hemmkoeffizient bezeichnet [Z. Psychol. u. Physiol. **21**, 134 (1889)].

³ H. K. SCHJELDERUP [Z. Sinnesphysiol. **51**, 176 (1920)] glaubt m. E. mit Unrecht die Abhängigkeit der Unterschiedsschwelle von der Beleuchtung der Umgebung auf eine besondere vom Simultankontrast verschiedene Wechselwirkung der Sehfeldstellen beziehen zu sollen; zum Tatsächlichen vgl. FR. DITTMARS: Ebenda **51**, 214 (1920). — Betr. Abhängigkeit der parazentralen Unterschiedsempfindlichkeit von der Helligkeit im übrigen Gesichtsfeld vgl. auch H. M. JOHNSON: J. of exper. Psychol. **7**, 1 (1924).

⁴ Vgl. dazu auch E. HERING: G.-Z. S. 151.

das Umgekehrte vertreten, und zwar ein Absinken der Schwelle bei Verkleinerung des Infeldes sogar unter den bei Helligkeitsgleichheit gefundenen Wert (SEFFERS). Auch die Ausdehnung des Umfeldringes bedingt bei einem gewissen mittleren Optimalwert eine Erniedrigung der Schwelle (GRANIT¹). Der Kontrast nimmt auch Einfluß² auf den Unterschied von genereller und spezifischer Schwelle bzw. auf das farblose Intervall (vgl. oben S. 324).

Die von einer lokalen Erregung ausgeübte Kontrastwirkung vermag den Ablauf der Erregung an einer benachbarten Stelle in charakteristischer Weise zu beeinflussen, und zwar nicht bloß dann, wenn die beiden Stellen gleichzeitig gereizt werden, sondern auch bei genügend rascher Aufeinanderfolge. So kann die („metaphotische“) Nachdauer der Erregung nach Aufhören des Reizes durch den Simultankontrast, welchen ein nachträglich (nach 0—0,05 Sek.) unmittelbar daneben gesetzter zweiter Lichtreiz ausübt, sozusagen eingeholt und gehemmt, ja im Randsaum ausgelöscht werden. Eine zuvor kurz (und zwar untermaximal, durch 0,05 Sek.) dargebotene weiße Fläche von mittlerer Lichtstärke erscheint durch kurz (0—0,05 Sek.) darauffolgende, ebenso kurze Exposition einer zweiten weißen Fläche in unmittelbarer Nachbarschaft verdunkelt (*Metakontrast*). Es gewinnt also die zuerst gesetzte Erregung gar nicht jene Höhe, welche sie ohne die zweite Reizung nachträglich erreicht hätte. Umgekehrt erscheint die zweit-dargebotene Fläche dunkler als bei Alleinexposition (*Parakontrast*)³. (Über binokularen Metakontrast vgl. Kap. Raumsinn.)

b) Zeitgesetze.

Zur Auslösung von Kontrastwirkung ist eine gewisse Minimaldauer des induzierenden Lichtreizes (0,12—0,6 σ — A. M. MAYER; es genügt Momentanbelichtung durch eine elektrische Entladung — speziell FECHNER, AUBERT⁴), richtiger eine gewisse Minimaldauer der primären Erregung erforderlich, welche die Reizdauer mehr oder weniger überschreitet. Die Kontrastwirkung beginnt und entwickelt sich deutlich später als der Primäreffekt, und zwar nach einem deutlichen Latenzstadium; so tritt (nach HESS⁵ — vgl. oben S. 469) entsprechend der Unterbrechungslücke eines als Vorbild dienenden bewegten farbigen Streifens ein Kontrasteffekt, und zwar ein mäßig helles, angenähert gleichfarbiges Nachbild (sog. Kopf) erst auf, während die Phase IV (nach DITTLER und EISENMEIER) bzw. Phase 2 (nach HESS) ihr Ende erreicht und Phase V bzw. 3 andauert, also nach etwa 0,25 Sek. (Phase VI bzw. 4 ist von einem hellen, im allgemeinen gegen-

¹ BLACHOWSKI, ST.: Z. Sinnesphysiol. **47**, 315 (1913). — SCHJELDERUP, H. K.: Psyke **14**, 53 (1919) — Z. Sinnesphysiol. **51**, 188 (1920). — DITTMARS, FR.: Ebenda **51**, 255 (1920). — SEFFERS, K.: Ebenda **53**, 255 (1922). — COBB, W. P. u. GEISSLER: Psychologic. Rev. **20**, 425 (1923). — GRANIT, R. (unter Zurückführung auf Einflußnahme des psychologischen Faktors der figuralen Ausgeprägtheit, welche durch Helligkeitsdifferenz und Feldverkleinerung begünstigt werde und der Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeiten entgegenwirke): Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **45**, 43 (1924); vgl. auch das oben S. 349, 355 Anm. 7, 362 Anm. 5 über Farbenschwelle und Feldstruktur Bemerkte. — MÜLLER, G. E.: Komplextheorie und Gestalttheorie. Göttingen 1923 — Z. Psychol. **97**, 305 (1925).

² VAN DER HORST: Inaug.-Dissert. Amsterdam 1925.

³ STIGLER, R.: Zbl. Physiol. **24**, 303 (1910) — Pflügers Arch. **123**, 163 (1908); **134**, 365 (1910); **171**, 296 (1918) — Z. Sinnesphysiol. **44**, 66, 116 (1910) — (betr. Methodik): Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden V, (1926) T. 6, S. 949. — BARONCZ, Z.: Pflügers Arch. **140**, 491 (1911). — PIÉRON, H.: C. r. Acad. Sci. **176**, 711 (1923).

⁴ AUBERT, H.: S. 383 (1865).

⁵ HESS, C.: Z. Psychol. u. Physiol. **27**, 1 (1901) — Pflügers Arch. **95**, 1 (1903) [vgl. auch F. W. FRÖHLICH: Z. Sinnesphysiol. **52**, 89 (1921) — Grundzüge, spez. S. 58. Jena 1921]. Eine Nachuntersuchung unter Verwendung der Dreibildmethode HERINGS bzw. unter besonderer Beobachtung von Phase II, III, IV fehlt noch.

farbigen Streif [„Komet“ — nach etwa 0,5 Sek. beginnend] begleitet, Phase VII bzw. 5 von einem dunklen Streif; der Nachbildablauf im kontrasterregenden und im kontrastleidenden Felde zeigt eine deutliche Phasenverschiebung [FRÖHLICH].) Auch an einer BUNSEN-LUMMERSchen Fleckanordnung ist — und zwar nicht bloß innerhalb der Fovea, woselbst eine Komplikation besteht (vgl. S. 424, 432, 476), sondern auch extrafoveal — ein deutliches Nachhinken der Kontrastwirkung bzw. des Nachbildverlaufes im Infelde zu beobachten (M. H. FISCHER¹ — vgl. S. 487). Genauere Messungen über den zeitlichen Verlauf der Kontrastwirkung fehlen noch. Nach dem verspäteten Einsetzen, aber noch immer in der ersten Zeit der Beobachtung, erreicht die Kontrastwirkung rasch ein Maximum und fällt unter Adaptation rasch wieder ab (HERING). Eine Nachdauer des Kontrasteffektes nach Aufhören des primären Reizes — und zwar über die Nachdauer der Erregung hinaus — erscheint nicht erwiesen (von OSANN und HELMHOLTZ bezüglich der Kontrastfärbung des Schattens beim Versuch mit der doppelten Lichtquelle angegeben — von HERING² bestritten); zudem ist die farbige Verstimmung durch die vorausgehende Beanspruchung und die Komplikation durch den Sukzessivkontrast oder Nachbildablauf in Betracht zu ziehen.

Bei fortgesetzter Beobachtung tritt überhaupt die negative Nachbildphase komplizierend hervor — ebenso wie sich bei Blickschwankungen sog. sukzessiver Kontrast mit simultanem kombiniert. In diesem Falle spricht man von sukzessiver „Lichtinduktion“ (BRÜCKE, HERING, KUHN³).

Andererseits besteht von vornherein infolge der astigmatischen Bilderzeugung im Auge eine Konkurrenz zwischen der indirekten, gegensinnigen Kontrastwirkung, wie sie von der Hauptreizstelle her ausgeübt wird, und der direkten, gleichsinnigen Wirkung des zerstreuten Lichtes, welches einen diffusen Nebenreiz darstellt. Dieses physikalische Moment einer Aberration gleichfarbigen Lichtes über die ganze Netzhaut (HELMHOLTZ, KUHN, DOBROWOLSKY, BLIX) macht sich besonders — aber nicht ausschließlich — bei höherer Lichtstärke bemerkbar. So zeigt eine schwarze Scheibe auf einem helldurchleuchteten Farbglase im Anfang der Betrachtung zwar andeutungsweise einen gegenfarbigen Randsaum, im Inneren jedoch sofort gleichgeartete Färbung⁴ — sog. *simultane gleichfarbige Lichtinduktion* (KUHN); diese jenseits der Zone des Randkontrastes beginnende Färbung nimmt sogar im Laufe der Betrachtung etwas zu, da der Simultankontrast (im Randsaum) abklingt und zunächst eine Steigerung der gleichfarbigen Erregbarkeit resultiert. Analoges gilt von der Beobachtung, daß ein spitzkeilförmiger weißer Streifen auf schwarzem Grund nahe der Spitze dunkler erscheint als weiter davon weg (entsprechend der Verschiedenheit an Beleuchtungsstärke pro Flächeneinheit infolge von Lichtaberration) und weiterhin an den Rändern aufgehellt, in der Mitte dunkler erscheint (Rand- und Binnenkontrast). Von einem schwarzen Streifen auf weißem Grund gilt das Umgekehrte. Auf farbigem Grunde zeigt der Streifen — so wie oben geschildert — anfangs einen gegenfarbigen Saum und eine allmählich bis an die Ränder sich ausdehnende gleichfarbige Füllung (PRANDTL⁴). Die genannten Erscheinungen finden m. E. eine

¹ FISCHER, M. H.: Pflügers Arch. **198**, 311, spez. 324 (1923).

² HERING, E.: Pflügers Arch. **40**, 172 (1887); **41**, 1, 358 (1887).

³ BRÜCKE, E.: Pogg. Ann. **84**, 424 (1851). — AUBERT, H.: S. 385 (1865). — HELMHOLTZ, H. v.: Physiol. Optik, 1. Aufl. S. 400; 2. Aufl. S. 555; 3. Aufl. **2**, 236. — KUHN, H.: Graefes Arch. **27** (3), 1 (1881). — BLIX, M.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **5**, 13 (1895). — PRANDTL, A.: Z. Sinnesphysiol. **58**, 263 (1927). — Vgl. auch W. WIRTH: Wundts Philos. Stud. **16**, 465, spez. 510 (1900); **18**, 563, spez. 682 (1903).

⁴ In analoger Weise hat bereits J. PLATEAU [Pogg. Ann. **32**, 551 (1834)] die Ränder eines weißen Streifens auf rotem Grunde als grünlich, das Innere hingegen als rötlich bezeichnet.

vollkommen ausreichende Erklärung in der nachweisbar bestehenden physikalischen Lichtaberration im Gegenwirken mit dem Simultankontrast; es bedarf nicht der Hypothese einer Ausbreitung gleichartiger Erregung, einer sog. physiologischen Irradiation¹ (vgl. unten S. 499).

Der im Simultankontrast hervortretende sekundäre Erregungseffekt ist ebenso von einer gegensinnigen örtlichen Nachreaktion gefolgt wie der primäre Erregungseffekt; öfters ist der farbige Kontrast im negativen Nachbilde sogar merklicher als im Vorbilde (FECHNER, AUBERT, HERING u. a.).

c) Maßgesetze.

Die Kontrastwirkung ist zwar einer direkten oder eigentlichen Messung in Erregungs- oder Empfindungseinheiten nicht zugänglich, wohl aber einer zahlenmäßigen Charakterisierung. Die letztere erfolgt im allgemeinen in der Weise, daß man dem kontrastiv verdunkelten oder gefärbten Felde so lange weißes oder gegenfarbiges Licht zumischt, bis der Kontrasteffekt eben aufgehoben wird.

Es hat sich zeigen lassen, daß die subjektive Erhellung (+z), welche ein schwächer belichtetes Infeld infolge objektiver Verdunkelung des Umfeldes ($L_1 - L_2 = D$) erfährt, durch eine der Lichtstärkenminderung des Umfeldes proportionale Minderung der Infeldbeleuchtung ($l_1 - l_2 = d$) kompensiert werden kann. Das Verhältnis $\frac{L_1 - L_2}{l_1 - l_2} = \frac{D}{d} = k$ entspricht einer Konstanten, deren empirischer Wert je nach den Versuchsbedingungen 5–6 beträgt. Für den subjektiven Helligkeitszuwachs gilt die Formel (+z = k' [Lichtstärke von Infeld - Lichtstärke von Umfeld]) = $k'(l_2 - L_2)$, wobei $k' = \frac{l_1 - l_2}{(L_1 - L_2) - (l_1 - l_2)} = \frac{d}{D - d} = 0,25$ bis $0,20$ je nach den Beobachtungsbedingungen beträgt (LEHMANN, EBBINGHAUS, HESS und PRETORI [mit Dunkeladaptation beobachtend] — Übereinstimmung erwiesen von TSCHERMAK; erweitert von JAENSCH und MÜLLER² bezüglich Zusammentreffens aller Beziehungsgeraden in einem Punkte). Es sei daran erinnert, daß der kontrastive Helligkeits- oder Sättigungszuwachs auf die Verschmelzung der Effekte intermittierender Reize genau so wirkt wie ein objektiver Lichtzuwachs, so daß die zum Verschwinden des Flimmerns erforderliche Intermittenzzahl unter dem Einfluß des Kontrastes beispielsweise von 22 auf 34 oder von 35 auf 54 pro 1'' wächst (SHERRINGTON³ — vgl. oben S. 438). Der kontrastive Helligkeitszuwachs erweist sich eben einer Zumischung objektiven Lichtes durchaus gleichwertig. — Bezüglich der kontrastiven Verdunkelung gilt höchstwahrscheinlich dasselbe Gesetz (HESS und PRETORI mit exakter Fixation und Dunkeladaptation, abweichend von LEHMANN, EBBINGHAUS, HENRY). Die kontrastive Verdunkelung erweist sich einer Minderung objektiven Lichtes durchaus gleichwertig. Der zur Konstanz der Helligkeit des Infeldes nötige Beleuchtungszuwachs ($d = l_2 - l_1$) ist stets dem jeweiligen positiven Beleuchtungszuwachs des Umfeldes ($D = L_2 - L_1$) angenähert proportio-

¹ Nebenbei erwähnt sei die m. E. unberechtigte Annahme W. R. AMBERSONS [Amer. J. Physiol. **69**, 354 (1924)], daß die in einem retinalen Leitungsgliede, speziell in einer Opticus-faser ablaufenden bioelektrischen Erregungsströme eine autosekundäre Reizung benachbarter Leitungsglieder bewirken können: darauf bezieht er das scheinbare Ausstrahlen einer bläulichen Spitze („blue-spike“) oder bläulicher Bögen („blue-arcs“) von einem zentralen oder parazentral fixierten roten Lichtspalt gegen den blinden Fleck hin (im Dunkelzimmer beobachtet von PURKINJE, CHARPENTIER, ZEEMAN, TSCHERNING, HUBBARD, SIETHOFF, H. und O. GERTZ, THOMSEN, TROLAND, AMBERSON).

² JAENSCH, E. R.: Z. Psychol. **83** (1920). — Vgl. auch K. SCHJELDERUP: Z. Sinnesphysiol. **51**, 176 (1920). — DITTMERS, F.: Ebenda **51**, 214 (1920).

³ SHERRINGTON, C. S.: J. of Physiol. **21**, 33 (1897). — BAILEY-MAHIEU, L.: C. r. Soc. Biol. **89**, 1088 (1923).

nal, gleichgültig, von welcher Beleuchtungsstärke des Infeldes (L_1) ausgegangen wird. Der „Kontrastkoeffizient“, d. i. das Verhältnis der beiden Zuwächse ($D/d = k$), ist zwar innerhalb einer und derselben Reihe konstant, für verschiedene Ausgangslichtstärken des Infeldes jedoch verschieden, und zwar wachsend mit dieser Größe ($D/d = k = f[L_1]$), worin k bei 300 Lichteinheiten Anfangswert des Infeldes 0,5, bei 37 hingegen 0,35, bei 500 jedoch 0,55 beträgt — HERING¹, HESS und PRETORI). Allgemeiner läßt sich demnach sagen: die Kontrastwirkung steigt direkt mit dem Zuwachs an kontrasterregendem oder induzierendem Reiz. Zwischen den positiven oder negativen Beleuchtungszuwüchsen des Umfeldes und den zur Konstanthaltung der Helligkeit des Infeldes erforderlichen positiven oder negativen Beleuchtungszuwüchsen des letzteren besteht sonach recht angenähert Proportionalität. — Zwischen Intensität und Flächenausdehnung des kontrasterregenden Feldes besteht eine reziproke Beziehung ($I \cdot F = k''$), und zwar wächst unter sonst gleichen Bedingungen der Kontrast proportional der linearen Ausdehnung des induzierenden Feldes (KIRSCHMANN²).

Zur Hervorrufung von farbigem Simultankontrast genügt — bei passend gewählter Lichtstärke bzw. Helligkeit des kontrastleidenden Feldes³ (FECHNER, HELMHOLTZ, ROLLETT, SACHS und PRETORI u. a.) — bereits ein recht geringer Sättigungsgrad der Reizfarbe, evtl. tritt sogar die Kontrastfarbe bereits hervor, wenn die induzierende Farbe noch unmerklich ist (HERING — speziell mit der Methode der farbigen Schatten). Andererseits rufen nicht etwa bloß unsatte Farben, sondern ebenso sattfarbige Eindrücke — und zwar auch solche homogener Lichter⁴ — Kontrast hervor (ROLLETT), und zwar wachsend mit dem Sättigungsgrade bis zu einem bestimmten Optimum (HERING, PRETORI und SACHS, HESS⁵). Entsprechend der Weißvalenz des kontrasterregenden farbigen Lichtes kommt hiebei neben der farbigen Kontrastwirkung noch ein gleichzeitiger, farbloser Helligkeitskontrast in Betracht. Systematische Versuche berechtigen zu dem Schlusse, daß bei Konstanthalten der Weißvalenz des kontrasterregenden sowie des kontrastleidenden Feldes die farbige Kontrastwirkung einfach proportional

¹ HERING, E.: G.-Z. S. 128.

² KIRSCHMANN, A.: Wundts Philos. Stud. **6**, 417 (1891). — BLACHOWSKI, St. (für Hellauge): Z. Sinnesphysiol. **47**, 291 (1913). — (für Dunkelaug): Ebenda **48**, 325 (1914).

³ Das Optimum ist erreicht, wenn die Schwarzinduktion seitens der Weißvalenz des kontrasterregenden Feldes gerade die Weißvalenz im kontrastleidenden Felde kompensiert, also das Eigengrau daselbst an Helligkeit nicht verändert wird — nicht genau dann, wenn die Weißvalenz des kontrastleidenden und des kontrasterregenden Feldes gerade gleich sind. Die FECHNERSche These, daß der farbige Simultankontrast dann optimal sei, wenn die aneinandergrenzenden Felder an Gesamthelligkeit übereinstimmen [vertreten von A. KIRSCHMANN: Wundts Philos. Stud. **6**, 417 (1890); **7**, 362 (1891) — Americ. J. Psychol. **4**, (1892). — CRANE: Ebenda **28**, 597 (1917). — ACKERMANN, A.: Psychol. Forschg **5**, 44 (1924). — JAENSCH, E. R.: Z. Sinnesphysiol. **52**, 165 (1921). — KROH, O.: Ebenda **52**, 181, 235 (1921). — KATONA, G.: Ebenda **53**, 145 (1921). — EBERHARDT, M.: Psychol. Forschg **5**, 85 (1924). — MÜLLER, G. E.: Z. Psychol. **97**, 305 (1925); **98**, 1 (1925)], bedarf wohl einer entsprechenden Abänderung. Vgl. auch das oben S. 348 über die Beziehung von Farbschwelle, Helligkeit und Kontrast sowie über das *kritische Grau* Ausgeführte.

⁴ Die Behauptung von M. FOCHT [Psychologie. Rev. **35**, 87 (1928)], daß zum Auftreten von Simultankontrast die Gegenwart weißen Lichtes erforderlich sei, derselbe im Spektrum fehle, ist durchaus unzutreffend — vgl. die zitierten Beobachtungen von ROLLETT, HERING, PRETORI und SACHS, TSCHERMAK (oben S. 367), sowie H. GOLDMANN (II — unter TSCHERMAK): Pflügers Arch. **210**, 70, spez. 109 (1925).

⁵ HERING, E.: Zitiert auf S. 478 Anm. 3, 1887 — 1888. — ABNEY, W. DE W.: Proc. roy. Soc. Lond. **56**, 337 (1894). — PRETORI, H. u. M. SACHS: Pflügers Arch. **60**, 71 (1895). — BERGER, E.: Arch. Augenheilk. **68**, 182 (1911). — HESS, C.: Pflügers Arch. **179**, 50 (1920) — Arch. Augenheilk. **43**, 28 (1920) — Methodik, spez. S. 214ff. — Graefes Arch. **105**, 137, spez. 140 (1921). — KROH, O.: Z. Sinnesphysiol. **52**, 181, 235 (1921). — SCHJELDERUP-EBBE, Th.: Neue psychol. Stud. **2**, 61 (1926).

mit der Zunahme der farbigen Valenz wächst (PRETORI und SACHS). Andererseits kann bei hoher Lichtstärke des Umfeldes die diffuse Zerstreuung des farbigen Lichtes über die Netzhaut ausreichen, um die Kontrastfarbe im Infelde aufzuheben; indolgedessen erscheint ein lichtloses Infeld, speziell im Zentrum, ganz schwach mit der Farbe des Umfeldes überzogen (vgl. oben S. 483). Bei zunehmender Belichtung des Infeldes wächst die Mercklichkeit oder Sättigung der Kontrastfarbe, bis die Weißvalenz des kontrastleidenden Feldes einen gewissen optimalen Wert erreicht hat. Zunahme der Weißvalenz des kontrasterregenden Feldes bzw. Zunahme der farblosen Kontrastwirkung schädigt die Merckbarkeit oder Sättigung des farbigen Kontrastes in einfach proportionalem Maße. Aber nicht bloß durch Erhellung, auch durch Verdunkelung des Umfeldes kann die Farbe des Infeldes unmerklich gemacht werden: ein in heller Umgebung farbig erscheinendes Infeld von nicht zu großer Sättigung und Ausdehnung wird bei Herabsetzen der Lichtstärke des Umfeldes farblos, da der bisher durch Schwarzinduktion seitens der Umgebung geminderte Weißanteil des Infeldes nunmehr das Übergewicht erlangt (HESS 1920). Die Farbschwelle ist deutlich abhängig vom Helligkeitskontrast (vgl. oben S. 349). Dementsprechend hängt auch die Mercklichkeitsgrenze von Farbe im indirekten Sehen deutlich von dem Helligkeitskontrast zwischen Prüffeld und Grund ab (vgl. oben S. 353).

d) Bedeutung des Zustandes.

Über den Einfluß der *Hell-Dunkeladaptation* auf die Kontrastwirkung ist noch wenig bekannt¹. Ein solcher ist zu erwarten, da bei Lichtabschluß die Weißerregbarkeit und damit der indirekte Schwarzeffekt für alle Lichter wächst, allerdings in ungleichem, elektivem Maße je nach der Wellenlänge (vgl. oben S. 442), so daß eine Veränderung der Verteilung der Weißvalenzen im Spektrum erfolgt und damit eine solche der sekundären Schwarzeffekte zu erwarten ist.

Andererseits ist ein charakteristischer Einfluß *der farbigen Stimmung* auf den Kontrast sichergestellt². Bei Neutralstimmung, wie sie schon nach kurzem Lichtabschluß erreicht wird, entspricht die Farbe des Simultankontrastes — ebenso wie jene der farbig-negativen Phasen der Nachreaktion, also die Farbe des sog. Sukzessivkontrastes sowie die Kompensationsfarbe — genau der Gegenfarbe: dann ist tatsächlich ein Urrot im kontrasterregenden Felde von einem Urgrün im kontrastleidenden Felde begleitet; ebenso sind dann Kontrast-, Kompensations- und negative Nachbildfarbe identisch. Hingegen besteht — analog wie bezüglich der „einander im Nachbilde fordernden, korrespondierenden“ Farben (vgl. S. 474) und bezüglich der Kompensationsfarbe gegenüber der Gegenfarbe (vgl. S. 406) — eine Diskrepanz von Kontrastfarbe und Gegenfarbe bei farbiger Verstimmung, wie sie künstlich durch Vorsetzen eines farbigen Glases erreicht wird; so wird nach vorausgeschicktem, längerem Tragen eines gelbgrünen Glases im Simultankontrast zu Urrot nicht Urgrün, sondern Gelblichgrün — also Addition einer gewissen Quantität der Verstimmungsfarbe — erhalten usw. (TSCHERMAK). — Eine solche Abweichung besteht auch für das in gewöhnlicher Weise an Tageslicht adaptierte Auge³, indem regelmäßig neben Urgelb nicht Urblau, sondern rötliches Blau und neben Urblau nicht Urgelb, sondern rötliches Gelb hervortritt, während neben Urrot bei Morgenbeleuchtung oder bei trübem Wetter

¹ Vgl. dazu u. a. ST. BLACHOWSKI: Z. Sinnesphysiol. **48**, 325 (1914).

² Vgl. bereits JOH. MÜLLER: Handb. d. Physiol. **2**, 373 (1837). — HERING, E.: L.-S. S. 44, 45, 46 (1878); dann speziell A. TSCHERMAK: Erg. Physiol. **2** (2) 726, spez. 763 (1903) Pflügers Arch. **117**, 473 (1907). — BOHNENBERGER, F.: Z. Sinnesphysiol. **51**, 235 (1926).

³ Vgl. dazu speziell A. TSCHERMAK: Zitiert Anm. 2 sowie W. DE W. ABNEY: Proc. roy. Soc. Lond. **56**, 337 (1894).

Blaugrün — also unter Addition von Blaurot als Verstimmungsfarbe —, bei reiner, voller Tagesbeleuchtung hingegen Gelblichgrün — also unter Addition von Gelbrot als Verstimmungsfarbe — erregt wird. Dieses Verhalten ist, wie oben S. 342, 449 dargelegt, in erster Linie auf eine gewisse primäre Farbigkeit des Tageslichtes an sich, aber auch auf den chromatischen Charakter des retinalen Restlichtes (speziell infolge von Beimengung von gelbrotem, diascleralem Seitenlicht) zu beziehen.

Endlich scheint auch der *Allgemeinzustand* von Einfluß zu sein auf die Kontrastwirkung, ähnlich wie dies oben bezüglich der Nachreaktion angedeutet wurde. Gewisse Fälle von zeitlichem Schwanken der Leseschärfe — ohne dioptrisch oder ophthalmologisch nachweisbaren Grund — könnten darauf zurückzuführen sein. Auch scheinen erhebliche *individuelle Differenzen der Kontrastleistung* vorzukommen (vgl. oben S. 362). Sehr wohl sind Fälle von selbständiger Anomalie der primären Lichtreizbarkeit und der sekundären Kontrastempfänglichkeit möglich, wenn sich auch im allgemeinen ein schwächerer Farbensinn durch geringere Mercklichkeit der Kontrastfarben verrät, welche geradezu ein Mittel abgibt, die Stärke des Farbensinnes zu prüfen (CHEVREUIL, STILLING, H. COHN, MAUTHNER, HERING, E. PFLÜGER¹). Die Pathologie des Kontrastes bedarf erst des Ausbaues (vgl. unten S. 495 Anm. 1).

e) Bedeutung der Netzhautregion.

An einer regionalen Verschiedenheit der farblosen wie der farbigen Kontrastwirkung ist nicht zu zweifeln; das indirekte Sehen zeigt sich in beiderlei Hinsicht dem direkten überlegen (HERMANN), wobei allerdings die zentrifugale Abnahme des Farbensinnes (vgl. S. 351) wieder komplizierend wirkt. Doch fehlen noch messende Beobachtungen. Das Nachhinken der Kontrastwirkung, festgestellt am Simultankontrast im Nachbilde, gegenüber der primären Erregung gilt im fovealen Bezirke ebenso wie im indirekten Sehen (HESS, M. H. FISCHER — vgl. S. 482). Schon hier sei vorbereitend erwähnt, daß bei nicht strenger Fixation, also bei Wechsel der Netzhautstelle infolge von Blickschwankungen, Simultan- und Sukzessivkontrast sich miteinander mischen, wodurch die Grenzen verschieden heller oder verschiedenfarbiger Flächen ein übertriebenes Gefälle erhalten (vgl. S. 492).

f) Orientierung der Kontrastwirkung und Analogie der farblosen und der farbigen Erregungskomponenten.

Da eine nicht allzu stark beleuchtete Scheibe bei fortschreitender Verdunkelung des Grundes ebenso an subjektiver Helligkeit gewinnt wie ein mäßig beleuchteter oder lichtloser Bezirk bei zunehmender Beleuchtung der Umgebung an Schwärzlichkeit, scheint es das nächstliegende zu sein, hier das Schwarz, dort aber das Weiß als durch das „kontrasterregende“ Umfeld hervorgerufen zu betrachten. Da wir nun die Verschwärzlichung des Eigengrau zu immer reineren Schwarzstufen als indirekte Lichtwirkung, somit als im Kontrast zu der örtlich beschränkte Weißerregung hervorgerufen betrachten, ergäbe sich für eine *kontrastive Steigerung* des Weiß die Vorstellung einer Rückwirkung des Kontrastschwarz auf die primäre Ausgangsstelle, einer rückläufigen Weißinduktion (HERING). Eine solche Annahme einer vollen Wechselwirkung von Schwarz und Weiß möchte ich jedoch als überflüssig kompliziert bezeichnen.

Es erscheint daher, wenigstens vorläufig, einfacher — unbeschadet der allseitigen Sekundärwirkung einer lokalen Primärerregung —, eine *Orientierung*

¹ Siehe speziell die Tafeln von E. PFLÜGER: Methode zur Prüfung des Farbensinnes mit Hilfe des Florkontrastes, 2. Aufl. Bern 1882.

der Kontrastwirkung im Sinne des Fehlens von Rückinduktion vorauszusetzen (TSCHERMAK, HEYMANS¹). Demgemäß wäre zwar eine anschließende sekundäre Induktion von Kontrastschwarz, nicht aber eine (tertiäre) Weißinduktion — speziell keine rückläufige Re-Induktion — vorauszusetzen. So sei die fortschreitende Erhellung einer Scheibe auf immer dunklerem Grunde darauf zurückgeführt, daß die „drückende“ Wirkung der noch durch schwaches Licht schwach weiß erregten Umgebung, also die von dort aus auf die Scheibe erfolgende sekundäre Schwarzinduktion, abnimmt und immer erfolgreicher von dem seitens der Scheibe induzierten Kontrastschwarz „zugedeckt“ wird (vgl. das unter vorläufiger Voraussetzung stigmatischer Bilderzeugung entworfene Schema in Abb. 172). Ebenso findet der Binnenkontrast, nämlich das Minderhellerscheinen bzw. Mindersatterscheinen der Mitte einer grauen bzw. farbigen Scheibe auf Schwarzgrund gegenüber den helleren bzw. satteren Randsäumen, eine einfache Erklärung. Die Binnenelemente der Scheibe „drücken“ nämlich

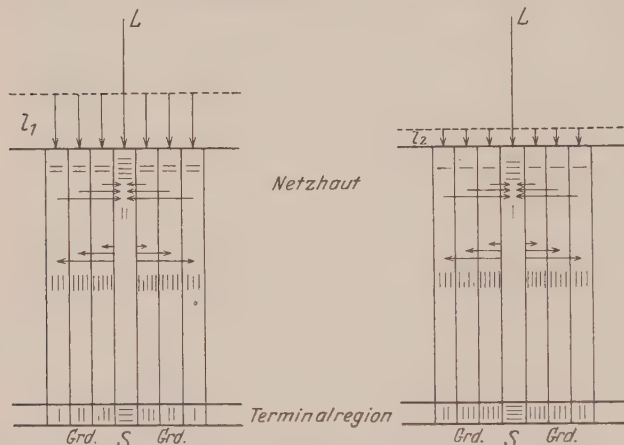


Abb. 172. Schema der resultierenden Helligkeit einer belichteten Scheibe (L bzw. S) bei stärkerer (L_1) und bei schwächerer (L_2) Belichtung des Grundes bei Voraussetzung stigmatischer Abbildung, also ohne Berücksichtigung der Lichtaberration: Minderhellerscheinen der Scheibe in lichtstarker Umgebung als in Lichtschwacher.

einander von allen Seiten her, während die randständigen Elemente der Scheibe nur von innen her, nicht aber von außen her „gedrückt“ werden, also an Helligkeit und Sättigung die geringste Kontrastsubtraktion erfahren (vgl. Abb. 174). (Entsprechend dieser Vorstellung haben wir bereits oben S. 299, 438 von kontrastvertieftem Schwarz und nicht-kontrastgedrücktem Weiß auf den

SHERRINGTONSchen Kontrastscheiben gesprochen.)

Die Hypothese einer solchen Orientierung der Kontrastwirkung führt uns dazu, als direkt oder primär durch Licht hervorrufbar zu bezeichnen: Weiß, d. h. Verweißlichung des Eigengrau, Rot, Gelb, Grün, Blau — nicht aber Schwarz, hingegen als indirekt oder sekundär durch Kontrast produzierbar: Schwarz, d. h. Verschwärzlichung des Eigengrau, Grün, Blau, Rot, Gelb — nicht aber Weiß. Weiß und Schwarz stehen also in einem deutlichen Gegensatz, was den Anlaß ihrer Produktion durch Reize betrifft, ebenso was das Verhalten von direkter, primärer Weißerregung und von indirekt durch die Nachbarn induzierter Schwarzerregung im gleichen Element anbelangt: exogen ist überhaupt nur entweder Weiß oder Schwarz produzierbar, im gleichen Element aber subtrahieren sich voneinander primäre Weiß- und sekundäre Schwarzerregung, so daß nur entweder ein Weiß- oder ein Schwarzrest zentral zur Wirksamkeit gelangt, d. h. zum zentralen Eigengrau hinzutritt.

Das endogene Eigengrau kann sonach vom Auge her nur entweder primär verweißlicht oder sekundär verschwärzlicht werden, während Weiß und Schwarz

¹ TSCHERMAK, A.: H.-D.-A. spez. S. 769ff. (1902). — HEYMANS, J. F.: I. Kongr. f. exper. Psychol., Gießen 1904 — verschieden von HERINGS Annahme, daß für untermittelgraue Felder auch eine Erhellung durch Wechselwirkung in Betracht komme (G.-Z. S. 138).

in der Terminalregion im Grau gleichzeitig nebeneinander bestehen. Hingegen können alle Farben durch exogene Reize sowohl direkt als indirekt, primär wie sekundär, durch Lichtreiz wie durch Kontrastwirkung hervorgerufen, also dem Eigengrau beigefügt werden; jedoch kann an einer und derselben Sehfeldstelle nur entweder Rot oder Grün, entweder Gelb oder Blau hinzutreten. Der Grund für die terminale Vereinbarkeit von Weiß und Schwarz ist eben im endogenen Eigengrau gegeben, während für die Wirkung exogener Reize Alternanz von Weiß und Schwarz besteht. Ganz analog besteht für die Wirkung exogener Reize Alternanz der Gegenfarben ohne endogenes Dauervorkommen von Farben überhaupt. Bei einem solchen wäre ein zentrales Nebeneinanderbestehen von Rot und Grün, Gelb und Blau sehr wohl denkbar. Die Dissonanz zwischen den farblosen und den farbigen Erregungskomponenten ist demnach nur eine scheinbare; tatsächlich besteht ein analoges Verhalten, ein *präterminaler Antagonismus* der Glieder Weiß-Schwarz und der Glieder jeder der beiden Paare von Gegenfarben (TSCHERMAK¹).

g) Binokularer Kontrast.

Auch zwischen den beiden Augen als Hälften des funktionell einheitlichen Sehorgans besteht eine gegensinnige Wechselwirkung, welcher im Abschnitt über Binokularsehen eine gesonderte Darstellung gewidmet werden wird (vgl. Kap. Raumsinn). Hier genüge es zu erwähnen, daß unbestreitbar die Möglichkeit binokularen Simultankontrastes besteht, daß dieser jedoch unter geeigneten Bedingungen (unmittelbares Aneinandergrenzen der Felder, passende Helligkeiten u. a.) erheblich schwächer ausfällt als der unokulare Kontrast.

3. Biologische Bedeutung des Kontrastes gegenüber der Lichtaberration im Auge.

Dem Kontrast, speziell der Schwarzinduktion, kommt die hohe biologische Bedeutung zu, den Endeffekt von Lichtreizen einzuengen und zu umgrenzen (AUBERT, MACH, HERING²). Infolge der unvermeidlichen dioptrischen Mängel des Auges, welche einerseits in der gröberen wie feineren Inhomogenität der optischen Medien, in der nicht rein-sphärischen Krümmung und im Zentrierungsmangel der brechenden Flächen sowie in der mannigfachen Lichtreflexion, andererseits in der sphärischen und diffraktiven wie auch der chromatischen Aberration gelegen sind, ist die Bilderzeugung selbst von achsennahen Objekten durchaus keine stigmatische. Für achsenferne Objekte ist in der schiefen Incidenz der Büschel an sich eine weitere Quelle des Astigmatismus bzw. der Aberration gegeben. Aus all diesen Gründen wird von einem äußeren Lichtpunkte her nicht ein Netzhautpunkt oder ein einzelnes Retinalelement gereizt, sondern eine ganze Bildfläche oder Elementengruppe beansprucht, ja überdies in gewissem Grade die ganze Netzhaut mit zerstreutem Lichte übergossen³; letzteres wird direkt sinnfällig, wenn man das Bild einer Lichtquelle auf die Austrittsstelle des Sehnerven fallen läßt (DONDEERS, COCCIVS, A. FICK und P. DU BOIS-REYMOND, HERING⁴). Unser optisches System leidet also an weitgehendem irre-

¹ Mit dieser Darlegung hat TSCHERMAK [Erg. Physiol. 2 (2), 726, spez. 769, 795 (1903)] einen mehrfach gegen die Theorie der Gegenfarben erhobenen gewichtigen Einwand beseitigt.

² HERING, E.: Hermanns Handb. 3 (2), 441 ff. (1880) — G.-Z. S. 151 ff.

³ Vgl. dazu speziell E. HERING (G.-Z. S. 141 ff.), welcher nachdrücklich betont, daß eine gänzlich unbeleuchtete Stelle auf der Netzhaut unmöglich ist, solange andere Stellen derselben irgendwie beleuchtet sind, und daß die erhellende Wirkung des falschen Lichtes und die verdunkelnde des Simultankontrastes überall miteinander im Kampfe sind.

⁴ HERING, E.: G.-Z. S. 114.

gulärem wie regulärem Astigmatismus. Dem diffusen Charakter des Anfangseffektes arbeitet nun — neben der Beschränktheit der Unterschiedsempfindlichkeit (HELMHOLTZ¹) — der Kontrast, speziell die Schwarzinduktion, in der Weise entgegen, daß die Mitbelichtung des Grundes mehr oder weniger unwirksam gemacht, der primär erhellte Grund sekundär mit Kontrastschwarz überdeckt wird und innerhalb des Aberrationsraumes des unscharfen Bildes erst eine mehr oder weniger scharfe Grenze geschaffen wird. Die gegensätzliche Seitenwirkung eines erregten Elementes auf seine Nachbarn beschränkt eben den störenden Effekt von deren gleichzeitiger Mitreizung. Durch den Simultankontrast erhalten unsere optischen Eindrücke erst scharfe Grenzen. Während in der Netzhaut statt Punkten Aberrationsscheibchen, statt Linien verwaschene Säume gegeben sind, bieten uns die terminalen Anschauungsbilder sog. punktuelle Elementarflächen und scharfe Konturen² (vgl. Abb. 173 und 174).

Nur durch den Kontrast erhalten wir einen distinkten Endeffekt nach Elementen trotz diffusen Anfangseffektes nach Elementengruppen. Die Lage des

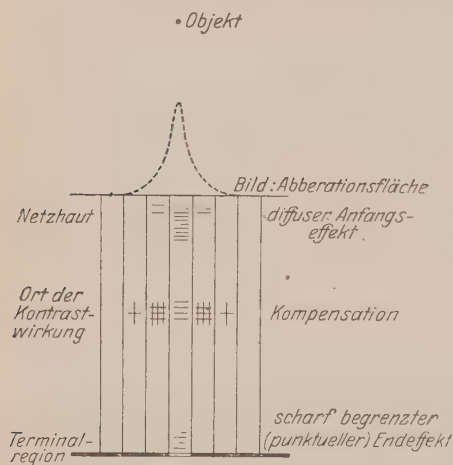


Abb. 173. Schema der Gegenwirkung des Kontrastschwarz gegen die Lichtaberration bei punktueller Lichtquelle. (Nach TSCHERMAK.)

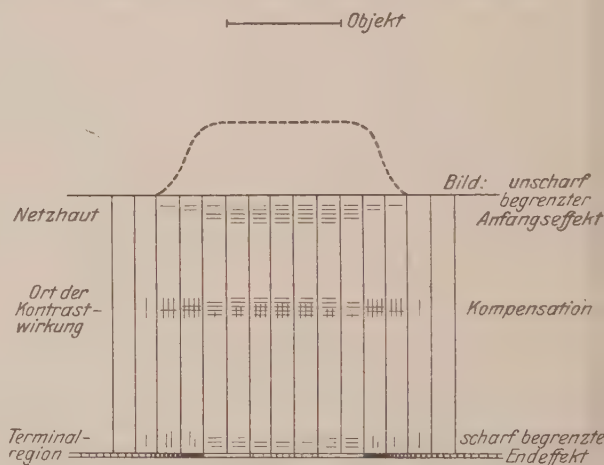


Abb. 174. Schema der subjektiven Abgrenzung und zentralen Verdunkelung durch Binnenkontrast an einer weißen Scheibe. (Nach TSCHERMAK.)

Scheinkonturs und damit die scheinbare Größe des abgebildeten Objektes (entsprechend dem „diamètre sensible“ nach ARAGO, der „sensiblen Grenze“ des Zerstreuungskreises — gegenüber der „physikalischen Grenze“ nach VOLKMANN oder der „Lichtfläche“ nach MACH) ist somit einerseits vom physikalischen Aberrationsgefälle, welches durchaus nicht regulär oder auch nur stetig zu denken ist, andererseits von den physiologischen Faktoren der Unterschiedsempfindlichkeit und des Kontrastes abhängig, wie dies noch an den Irradiationserscheinungen darzutun sein wird (vgl. S. 498). Vermutlich ist der Simultankontrast auch imstande, die durch die Netzhautmosaik verursachten kleinen lokalen Lageunterschiede der Bildgrenzen abzuschleifen und zu beseitigen; gerade oder stetig gekrümmte Konturen werden zwar verwaschen und auf einer Mosaik abgebildet, welche nicht streng diesen Linien entsprechend gegliedert und aus verschiedenartig lokalisierenden Elementen zusammengesetzt ist, jedoch gerade infolge der Aberration einerseits und des Kontrastes andererseits als gerade oder als stetig gekrümmt

¹ HELMHOLTZ, H.: *Physiol. Optik*, 1. Aufl. S. 322ff.; 3. Aufl. 2, 146.

² E. HERING (G.-Z. S. 151, 156) sagt: Die scharfen Umrisse der Sehdinge sind das Ergebnis der Wechselwirkung der Sehfeldstellen — welche, gleich wie ein Photograph eine mangelhafte Kopie retouschiert, das Bild der Außendinge korrigiert.

empfundene (HOFMANN¹). Für die an beschränkter Stelle geprüfte Unterschiedsschwelle farbloser Helligkeiten erweist sich der Kontrast als von bedeutendem Einfluß², was für das Problem des WEBER-FECHNERSchen Gesetzes von grundlegender Bedeutung ist (vgl. oben S. 389). Auch die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Beleuchtung ist einerseits auf Adaptation, andererseits aber zugleich auf die Kontrastwirkung zu beziehen; mit zunehmender Helligkeit des direkten Reizeffektes wächst auch der indirekte Reizeffekt — so erscheinen auf dem zunehmend hellen Grunde kontrastiv die Buchstaben schwärzer und damit deutlicher, während beim Dämmerungssehen das Eigengrau an den sichtbaren Netzhautstellen mehr oder weniger unverändert bleibt und sich minder gut von dem wenig helleren Grunde abhebt (HERING³ — vgl. oben S. 371 Anm. 2, 388, 391, 442, 500). — Jedenfalls ist für die praktische Nutzleistung unseres Sehorgans der Kontrast von ausschlaggebender Bedeutung: besäße unser Auge nicht ein solches physiologisches Korrektionsmittel gegen seinen physikalischen Astigmatismus, also gewissermaßen eine physiologisch-funktionelle Stigmatik trotz mangelhafter Bilderzeugung oder Reizverteilung, so wäre ein Lesen wohl unmöglich, da die einzelnen Buchstaben durchaus unscharf und mit ihren Randsäumen übereinandergreifend erscheinen würden⁴. Auch ist zu berücksichtigen, daß selbst gute Druckerschwärze noch immer etwa $\frac{1}{15}$ des vom weißen Grunde reflektierten Lichtes zurückwirft⁵. Wie sehr es bereits das Erkennen stört, wenn eine Reihe von schwarzgründierten weißen Buchstaben zwar nach rechts und links scharf begrenzt ist, hingegen nach oben und unten der Abgrenzung entbehrt, zeigt beistehende Figur (Abb. 175, nach HERING), in welcher bei Zudecken der weißen Ränder oben und unten sofort das Wort ITA lesbar wird. In analoger Weise, wie die Schwarzinduktion auf die subjektive Verschärfung der Grenzen zwischen Weiß und Schwarz, Hellergrau und Dunklergrau hinarbeitet, fördert der Farbenkontrast die Umgrenzung farbiger Eindrücke, indem die Wirkung der Zerstreuung farbigen Reizlichtes durch die gegenfarbige Induktion von der hauptsächlich gereizten Netzhautregion aus mehr oder weniger kompensiert wird; erst bei Überwiegen des ersteren Momentes kommt es zu sog. gleichfarbiger Lichtinduktion (s. S. 483).



Abb. 175. Beeinträchtigung der Erkennbarkeit von Buchstaben (ITA) bei Fehlen der Abgrenzung nach oben und unten. (Nach E. HERING.)

Die korrektive, konturenschaffende Leistung des Simultankontrastes wird beim gewöhnlichen Sehen mit unstetem, wanderndem Blick unterstützt durch die Wirkung des Sukzessivkontrastes, und zwar durch die farblos- wie farbigenegative Phase der Nachreaktion. So wird die Abgrenzung eines schwarzen Buchstabens vom hellen Grund dadurch noch verschärft, daß bei Blickschwan-

¹ HOFMANN, F. B.: Raumsinn. Graefe-Sämischs Handb. d. Augenheilk., 2. Aufl., S. 99 (1920).

² HERING, E.: Zur Lehre vom Lichtsinn, § 32 (1872—75) — Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. III **72**, 310 (1875) — Pflügers Arch. **39**, 168 (1886) — G.-Z. S. 99. — DITTMERS, F.: Z. Sinnesphysiol. **51**, 214 (1920). — SEFFERS, K.: Ebenda **53**, 255 (1922).

³ HERING, E.: G.-Z. S. 68 ff., 152, 171.

⁴ Vgl. auch die Untersuchungen von C. O. ROELOFFS und L. BIERENS DE HAAN über die Abhängigkeit der Sehschärfe von Beleuchtung und Kontrast mit dem Ergebnis von Proportionalität der Sehschärfe zur Quadratwurzel aus dem Lichtstärkenunterschied von Objekt und Grund ($S = k \sqrt{L_0 - L_n}$) [Graefes Arch. **107**, 151 (1922)]; ferner die Beobachtungen A. LOEWENSTEINS [unter A. TSCHERMAK — ebenda **105**, 844 (1921)] über den Einfluß einseitiger Beschränkung des Lichteinfalles auf die Sehschärfe.

⁵ HERING, E.: G.-Z. S. 14 — vgl. auch S. 68, 83. — Die Tatsache erheblicher Lichtreflexion durch sog. schwarze Flächen haben bereits G. TH. FECHNER [Pogg. Ann. **44**, 514 (1838)] und H. AUERT [Weißpapier: Schwarzpapier = 57 : 1; S. 71 (1865)] erkannt (vgl. S. 438 Anm. 3).

kungen hellweiße Säume bzw. negative helle Nachbilder um den Buchstaben herum auftreten. Bei mangelhafter Fixation erscheint demgemäß der „Simultan-contrast“ übertrieben stark (vgl. S. 487).

Auch sei erwähnt, daß die Merklichkeit der Kontrastfarben ein vorzügliches Mittel abgibt, um die Unterschiedsempfindlichkeit bzw. die Stärke des Farbensinnes zu prüfen (CHEVREUIL, STILLING, HERING u. a.) und Farbenblindheit zu diagnostizieren (speziell mit der Methode der farbigen Schatten — HERING), auch die Typendifferenz zwischen sog. Rot- und sog. Grünblinden (bzw. blaulicht- und gelblichtsichtigen Rotgrünblinden) festzustellen (vgl. S. 487). Für farben- schwache extrem Blaulichtsichtige (Protanomale) wird entweder eine erhöhte Stärke (NAGEL, GUTTMANN, LOHMANN¹) oder bloß eine erniedrigte Schwelle farbiger Kontrastempfindlichkeit angegeben ohne Änderung der Sättigung (KÖLLNER² — vgl. oben S. 362). Der farblose Kontrast zeigt auch bei Totalfarbenblinden keine Anomalie (HESS und HERING).

Auf der anderen Seite kann die Kontrastfunktion allerdings auch „Kunst- produkte“ schaffen, d. h. Konturlinien dort produzieren, wo objektiv keine solchen vorhanden sind, sondern nur verstreute Punkte von verschieden starker Lichtabsorption auf stark lichtreflektierendem Grunde gegeben sind. So kann bei kleinen verstreuten Ausfällen im starkbelichteten Gesichtsfelde, also fleck- weiser Erblindung, ein vermeintliches Sehen von Buchstaben bzw. Druckschrift auf hellem Grunde eintreten (Selbstbeobachtung von A. PICK in der Deutung von TSCHERMAK³). Analog wird neuerdings das scheinbare Hervortreten von einfachen oder mehrfachen geradlinigen dunklen Linien ohne sphärische Krüm- mung in einem nur schwach vergrößerten, also nicht in Details aufgelösten Fernrohrbilde des Planeten Mars als Zusammenfassung kleiner irregulärer Flecken unter Einfluß von Lichtaberration und Kontrast gedeutet (KÜHLS Kontrast- theorie der SCHIAPARELLISchen Marskanäle⁴). Auch bei Betrachtung von Schat- tenbildern, speziell photographischen Platten oder Bildern auf dem Fluoreszenz- schirm, ruft der Kontrast an Stellen relativ schroffer Übergänge, an sog. Gefälle- sprüngen, Scheinkonturen in Form einerseits heller, andererseits dunkler Streifen hervor (MACHsche Streifen — MACH [1865], B. WALTER⁵). — Hierher gehört auch das Hervortreten von hellen, als „Spinnwebfäden“ bezeichneten Schein- linien an gewissen Linienmustern⁶ — als Produkte von Lichtaberration einerseits, Kontrastwirkung andererseits (von PRANDTL⁷ als Effekte gleichsinniger Induktion bzw. Kooperation gleichartiger Erregungsvorgänge gedeutet — vgl. dazu S. 500).

¹ NAGEL, W. A.: *Klin. Mbl. Augenheilk.* **42**, 356, 369 (1904) — *Z. Sinnesphysiol.* **41**, 262 (1907). — RAEHLMANN, E.: *Pflügers Arch.* **102**, 543 (1904). — GUTTMANN, A.: *Z. Psychol. u. Physiol.* **42**, 24, 250 (1907). — LOHMANN, W.: *Arch. Augenheilk.* **82**, 104 (1911); **87**, 135 (1915).

² KÖLLNER, H.: *Arch. Augenheilk.* **78**, 302 (1915); **81**, 1, 37 (1917); **84**, 177 (1919).

³ PICK, A.: *Abh. Neur. usw., Beih. z. Mschr. Psychiatr.* **4**, 13, spez. 226ff. (1921). — Vgl. auch H. PASCHEN (Fleckererscheinungen bei Übereinanderlagerung von Halbschatten — physikalisch erklärt): *Z. Sinnesphysiol.* **47**, 182 (1913).

⁴ KÜHL, A.: *Verh. Ges. dtsh. Naturforsch. Innsbruck 1924* — *Naturwiss.* **1924**, 1186 — *Sirius* **1925**, H. 1; vgl. auch *Z. ophthalm. Opt.* **8**, 129 (1920) — *Zentralztg Opt. u. Mech.* **42**, 375 (1921).

⁵ WALTER, B.: *Fortschr. Röntgenstr.* **25**, 106 (1923).

⁶ Hier sei auch an die Beobachtung L. HERMANNs [*Pflügers Arch.* **3**, 13 (1870)] erinnert, daß die Durchkreuzungsquadrate weißer Gitterstäbe auf schwarzem Grunde dunkler erscheinen (Folge von Verschwärzlichkeit seitens der anstoßenden weißen Stabglieder, Binnen- kontrast), umgekehrt die Durchkreuzungsquadrate schwarzer Stäbe auf weißem Grunde minder dunkel, die Stabglieder dunkler (Folge stärkerer Schwarzinduktion entsprechend den beiderseits von Weiß umgebenen Stabgliedern). Dabei spielt auch Lichtaberration mit [ÖHRWALL, H.: *Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.)* **42**, 104 (1922)]. Vgl. dazu E. HERING: *G.-Z.* S. 139ff.

⁷ PRANDTL, A.: *Z. Sinnesphysiol.* **58**, 263 (1927).

4. Theorien des Simultankontrastes.

Wenn auch bereits in der vorstehenden Darstellung die Auffassung des Kontrastes als eines regulären physiologischen Vorganges deutlich durchscheint, bedürfen doch die Theorien des Kontrastes erst einer kritischen Würdigung. Ein Bestreiten des tatsächlichen Bestehens von Kontrasterscheinungen (z. B. seitens JURIN, BRANDES) ist nur durch Verwenden ganz ungeeigneter Beobachtungsbedingungen verständlich (FECHNER, HERING). Umgekehrt muß eine Verzerrung der Erscheinungen simultanen Kontrastes durch Hinzutreten von sukzessivem vermieden, also strenge Fixation eingehalten werden. — Der als Tatsache sichergestellte Simultankontrast hat einerseits eine psychologische, andererseits eine physiologische Deutung gefunden. Nach der ersteren Auffassung liegt den Kontrasterscheinungen nicht eine Veränderung der Empfindung selbst, sondern eine Veränderung ihrer Abschätzung und Bewertung nach Normalvorstellungen, also eine Urteilstäuschung, eine falsche Vorstellung oder Fehlwahrnehmung zugrunde; speziell werde die Norm dessen, was wir weiß nennen, verändert (E. v. BRÜCKE 1851, HELMHOLTZ 1856). Mindestens seien die Kontrasterscheinungen wesentlich von den zentralen Prozessen der Vergleichen¹ abhängig (WUNDT 1874) — indem kein Vergleich der reagierenden Farbe mit einer anderen als der induzierenden Farbe möglich sei (HELMHOLTZ) — und in der Unsicherheit des Urteiles über absolute Helligkeiten und Farben begründet (v. KRIES², ähnlich S. EXNER 1885³). Noch in letzter Zeit wurde eine Inbeziehungsetzung, ja Zurückführung des Kontrastes auf eine sekundäre, psychologische Umgestaltung des primären Gesichtseindrucks versucht, welche als „Transformation“ bezeichnet wird und auf einer urteilsmäßigen Sonderung von Objektfarbe und Farbe der Beleuchtung beruhen soll⁴. Alle psychologischen Erklärungen scheitern schließlich daran, daß eine für die funktionelle Korrektur der unscharfen Bilderzeugung hochwichtige Einrichtung, wie sie eben der Kontrast beim Menschen darstellt, auch für die Sehorgane selbst niederer Tiere anzunehmen ist (vgl. das oben S. 457 bezüglich der Helligkeits- und Farbenkonstanz der Sehdinge gegenüber der Transformationstheorie ausgeführte).

¹ Eine Scheidung von physiologischem Kontrast als Wechselwirkung der Sehfeldstellen und psychologischem Kontrast hat W. WIRTH versucht [Z. Psychol. u. Physiol. **18**, 49 (1898)].

² KRIES, J. v.: Arch. (Anat. u.) Physiol. **1882**, Suppl. S. 4 — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 237 ff. (1905).

³ EXNER, S.: Pflügers Arch. **37**, 520 (1883); **40**, 323 (1887) — Vgl. dazu E. HERING: Pflügers Arch. **39**, 159 (1886). — Vgl. auch F. EXNERS [Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. II **127**, 829 (1918)] Zurückführung der kontrastiven Abstufung des Schwarz bzw. Dunkelgrau auf „Sinnestäuschung“.

⁴ JAENSCH, E. R. (unter Aufstellung gewisser Parallelsätze für Transformation und Kontrast): Münch. med. Wschr. **59**, 1788 (1912) — Z. Sinnesphysiol. **52**, 165 (1921); **54**, 243 (1923) — (mit E. A. MÜLLER): Z. Psychol. **83**, 266, 342 (1920). — CRAMER, TH.: Z. Sinnesphysiol. **54**, 215 (1923). — FEYERABEND, O.: Z. Psychol. **94**, 209 (1924); **95**, 85 (1924). — GRANT, R.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **45**, 43 (1924); **48**, 147 (1926). — KRAVKOV, S. W.: Psychol. Forsch. **10**, 20 (1927). — Vgl. damit die Transformationssätze von D. KATZ [Z. Psychol. u. Physiol., Erg.-Bd. **7** (1911)], daß bei gleicher retinaler Erregung durch Oberflächenfarben unbeschadet zentraler Umformung immer gleiche periphere Lichtzuwächse erforderlich sind, um eben merklich zu sein, und daß gleich starken retinalen Erregungen trotz zentraler Transformation doch psychophysische Prozesse von gleicher Intensität entsprechen. — Siehe auch die kritische Ablehnung der transformativen Kontrasttheorie durch E. KAILA: Psychol. Forsch. **3**, 18 (1923). — MÜLLER, G. E. (unter spezieller Betonung der Diskrepanz zwischen Transformation und Kontrast): Z. Psychol. **93**, 1 (1923). — Bereits H. v. HELMHOLTZ (Physiol. Optik, 1. Aufl. S. 407; 3. Aufl. **2**, 243) meinte, daß der Kontrast wegfallende, sobald das kontrastleidende Feld als selbständiger Körper erkannt, d. h. beurteilt werde, hingegen zustande komme, wenn die urteilsmäßige Scheidung von Körperfarbe und Beleuchtungsfarbe unzulänglich ist. Es könne dabei zum Eindruck des Sehens einer Farbe durch die andere hindurch, also zu einer räumlichen Sonderung kommen, was im Prinzip bereits A. W. VOLKMANN angegeben hat (Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. **1838**, 373).

Ohne daß dabei eine Einflußnahme psychischer Faktoren auf den Kontrasteffekt geleugnet werden soll¹, darf heute eine einfach psychologische Erklärung als überwunden und die physiologische Auffassung des Kontrastes als einer elementaren, gegensinnigen Mitempfindung bis ins Detail gesichert bezeichnet werden. Schon W. GOETHE (1810) hat die oft als „Augentäuschungen“ bezeichneten subjektiven Farben als vervollständigende Tätigkeiten des gesunden und richtig wirkenden Auges „gerettet“. BREWSTER (1833) erklärte die Kontrastfarbe geradezu als „Wirkung des Lichtes auf einen Teil der Netzhaut, auf den es nicht einfällt“; JOH. MÜLLER (1837) formulierte den Begriff einer gegensätzlichen Wechselwirkung der Netzhautelemente. Den systematischen Experimentalbeweis für eine solche physiologische Auffassung haben — im Anschlusse an AUBERT (1865) und FECHNER (1869) — erst MACH (1865—1868), ROLLET (1867 bis 1891) und HERING (speziell 1887—1890) erbracht, wie dies u. a. auch A. FICK (1879) anerkannte². Speziell ließ sich zeigen, daß beim Versuch mit farbigen Schatten keine nachweisbare Verschiebung der Weißnorm eintritt, vielmehr der objektiv farblose Schatten bei Abblendung der kontrastiv wirkenden Umgebung sofort subjektiv farblos erscheint, ebenso, daß die subjektive Verlegung der Eindrücke in verschiedener Entfernung ohne Einfluß ist auf den Kontrasteffekt, endlich, daß auch bei Unmerklichkeit einer induzierenden Helligkeitsdifferenz oder Farbe doch eine deutliche Kontrastwirkung hervortreten kann. Besonders überzeugend ist die Beobachtung, daß bei Vorsetzen zweier verschiedenfarbiger Gläser von beiläufig gleicher Helligkeit (mit abstufbarer Weißzuspiegelung) die durch vermehrte oder verminderte Konvergenz getrennten Doppelbilder eines schwarzen Streifens auf hellem Grunde dauernd verschiedenfarbig erscheinen, und zwar jedes Halbbild in der Kontrastfarbe zum Farbglase des betreffenden Auges. Während also bei Verwendung von Rot- und Blauglas der beobachtete Hintergrund entweder im Wettstreite hier und dort bald rot, bald blau oder in einer violetten Mischfarbe erscheint, ist das Streifenhalbbild des rotbelichteten Auges dauernd deutlich grün, das Halbbild des blaubelichteten Auges ständig deutlich gelb gefärbt. — Ein gewichtiges Argument für eine physiologische Begründung des Kontrastes³ ergeben dessen Maßgesetze, speziell die Feststellung (SHERRINGTON, GRÜNBAUM — vgl. S. 439), daß der kontrastive Helligkeitszuwachs auf die Verschmelzung des Effektes intermittierender Reize wirkt wie ein objektiver Lichtzuwachs — ein Verhalten, das jede Zurückführung auf Urteilstäuschung ausschließt.

Die nähere Form der gegensinnigen physiologischen Wechselwirkung der Elemente des Sehorgans, auf welche wir die Kontrastercheinungen mit zweifellosem Recht beziehen, ist noch nicht näher festgestellt. Auszuschließen ist, daß eine physikalische Veränderung des kontrastleidenden „Gegenlichtes“ erfolge (OSANN — dagegen PLATEAU, FECHNER) oder eine Erregung von Fluoreszenz der Medien seitens des induzierenden Lichtes wirksam sei (GIRAUD TEULON — dagegen SZILAGYI). Ebenso scheitert die Hypothese einer Zurückführung des Simultankontrastes auf Sukzessivkontrast oder Nachbildreaktion infolge Reizwirkung des verstreuten Lichtes (FRÖHLICH)⁴ einerseits an der gleich (S. 496) näher

¹ Vgl. dazu speziell ST. BLACHOWSKI: Z. Sinnesphysiol. 48, 325 (1914).

² Bezüglich der Einzelheiten des Beweismaterials kann nur auf die monographische Darstellung A. TSCHERMAKs [Erg. Physiol. 2 (2) 726, spez. S. 779—788 (1904)] verwiesen werden.

³ Vgl. dazu auch E. BERGER: Arch. Augenheilk. 68, 182 (1911). — EDRIIDGE-GREEN, F. W. (Zurückführung auf gesteigerte Empfindlichkeit für die der Kontrastfarbe entsprechende Lichtart): Proc. roy. Soc. Lond. B 84, 546 (1912). — BAILEY-MAHIEU, L.: C. r. Soc. Biol. 89, 1088 (1923). — VELINSKY, ST.: Année psychol. 25, 173 (1925).

⁴ FRÖHLICH, F. W. (unter Bezeichnung der Wechselwirkung der Sehfeldstellen als einer bloß scheinbaren und Zurückführung von Simultankontrast und Lichtinduktion auf denselben Faktor, nämlich das zerstreute Licht): Z. Sinnesphysiol. 52, 89 (1921).

zu behandelnden Tatsache, daß Kontrasteffekte auch an solchen Netzhautstellen zu beobachten sind, welche selbst gar nicht durch Licht reizbar sind (blinder Fleck, Skotome¹), andererseits an dem möglichen Hervortreten gleichfarbiger Reizwirkung jenes verstreuten Lichtanteiles — in Form der sog. simultanen Lichtinduktion (vgl. oben S. 483)².

Demgegenüber hat sich die zunächst ganz allgemein gefaßte Vorstellung als durchaus einwandfrei und fruchtbar bewährt, daß das induzierende Licht eine Primärerregung in gewissen Elementen des Sehorgans setzt, welche bis nach dem Zentrum fortschreitet, und daß diese erst auf einer gewissen Höhenlage oder gewissen Höhenlagen zwischen Bildfläche und Terminalregion der Sehsphäre eine gegensinnige Sekundärerregung in den übrigen parallel dazu gestellten Elementen des Sehorgans, speziell in den benachbarten, herbeiführt³. Der Lichtreiz ist also nicht die direkte Ursache, wohl aber der indirekte Anlaß für die kontrastive Erregung. Die durch den äußeren Reiz bewirkte Primärerregung bildet den inneren Reiz für die Sekundärerregung. Eine solche sekundäre Seitenwirkung der Primärerregung erscheint grundsätzlich von jedem Einzelement aus auf alle anderen, also nach allen Querrichtungen hin möglich zu sein. Im einzelnen Element erfolgt eine *Subtraktion oder Kompensation zwischen primärer Eigenerregung und sekundärer, induzierter, gegensinniger Erregung*. Dabei ergibt sich in nur diffus mitbelichteten Elementen ein Überwiegen und Übrigbleiben von sekundärer Schwarzerregung, in den Binnenelementen eines direkt belichteten Feldes ein gewisser Rest an Primärerregung — nach Verminderung durch gegenseitig einander zugefügtes Schwarz oder kontrastive Gegenfarbe.

Weiterhin erscheint es mir (verschieden von HERING), zunächst wenigstens, besser, eine Orientierung der Kontrastbeziehung insofern anzunehmen, als dieser Sekundärerregung nicht wieder eine steigernde Rückwirkung auf die Primärerregung, also eine Tertiärwirkung, zugeschrieben wird (vgl. oben S. 488). Die kontrastive „Induktion“ erfolgt wohl durch nervöse Erregung, und zwar nur in bestimmten einzelnen Niveaus, nämlich in der Höhe von Synapsen der Schleitung. Diesbezüglich gestattet die bereits für zahlreiche Spezialfälle festgestellte Form von gegensinniger funktioneller Beziehung von Nervenelementen, welche als *reziproke oder antagonistische Innervation* (SHERRINGTON) bezeichnet wird,

¹ An Fällen von zentralem, totalfarbenblindem bzw. rotgrünblindem Skotom konnte TSCHERMAK [Erg. Physiol. 2 (2), 726, spez. S. 775 (1903)] — bestätigt von A. BRÜCKNER [Z. Augenheilk. 38, 1 (1917)] und E. WÖLFFLIN [Klin. Mbl. Augenheilk. 63, 222 (1919)] — ein Erhaltenbleiben der indirekten, sekundären Grün- und Roterregbarkeit bei Fehlen der direkten primären Rot- und Grünerregbarkeit feststellen; während bei zentraler Fixation eine rote Scheibe auf schwarzem Grunde farblos erschien, wurde dabei eine graue Scheibe auf grünem Grunde rot angelaufen gesehen.

² Derselbe Einwand ist zu erheben gegen den Versuch von E. GEHRKE und E. LAU [Z. Sinnesphysiol. 53, 174 (1921)], eine objektive Grundlage für den Simultankontrast darin zu suchen, daß die photochemische Entwicklungsflüssigkeit an der Grenzlinie zwischen Hell und Dunkel ein starkes Konzentrationsgefälle haben müsse“. Zudem wird nur den Zapfen, nicht den Stäbchen, Kontrastvermittlung zugeschrieben. Vgl. auch den Versuch einer photochemischen Erklärung des Simultankontrastes seitens E. G. ADAMS und P. W. COBB [J. of exper. Psychol. 5, 39 (1922)].

³ Vgl. die spezielle allgemeinphysiologische Fassung, welche E. HERING seiner Induktionstheorie gegeben hat (G.-Z. S. 159 ff.), derzufolge der Stoffwechsel jedes Elementes der Sehsubstanz jenen der Umgebung mitbeeinflusst und umgekehrt der erstere von dem letzteren mitbestimmt wird. Die Größe der Wirkung auf die Umgebung wird abhängig gedacht von der Größe der Abweichung vom Stoffwechselgleichgewicht bzw. von der Größe des Unterschiedes zwischen der gleichzeitigen Assimilation und Dissimilation. Im Falle $D > A$ wird ein positiver Zuwachs zur A und ein negativer zur D , im Falle $D < A$ ein positiver Zuwachs zur D und ein negativer zur A in der Nachbarschaft induziert. Dabei wird eine Hellinduktion ebenso angenommen wie eine Dunkelinduktion.

eine befriedigende Analogisierung und Einordnung der Kontrastbeziehung (TSCHERMAK, EBEBECKE¹).

5. Ort des Simultankontrastes.

Mit der oben formulierten Theorie des Kontrastes erscheint noch nichts ausgesagt über den Ort der gegensinnigen Wechselwirkung der Elemente des Sehorgans. Nur eine Erstreckung der Kontrastbeziehung auf die Terminalregion der Sehsphäre läßt sich ausschließen durch Hinweis auf den früher abgeleiteten präterminalen Antagonismus bzw. auf das Nichtvorkommen gleichzeitiger primärer Rot- und sekundärer Grünempfindung an derselben Sehfeldstelle (TSCHERMAK). Andererseits ist die Kontrastbeziehung nicht auf die Netzhaut beschränkt zu denken, da sie — wie erwähnt — entsprechend Skotomen sowie dem blinden Fleck nicht fehlt. Die Möglichkeit binokularen Kontrastes beweist sogar ein Heraufreichen der Kontrastbeziehung bis in die Verschmelzungsregion der Sehlleitungen beider Einzelaugen (vgl. das unten im Kap. Raumsinn Angeführte). Allerdings nötigt hinwiederum das bei geeigneter Methodik erheblich geringere Ausmaß des zweiäugigen Kontrastes gegenüber dem einäugigen sowie das Prävalieren des einäugigen Kontrastes an einem in Doppelbildern gesehenen Streifen bei verschiedenfarbiger Beleuchtung beider Augen (vgl. oben S. 494) die Hauptbeziehung in die gesonderte einäugige Strecke zu verlegen — ebenso wie das Schwächersein der Kontrastwirkung am blinden Fleck für eine Mitbeteiligung der Netzhaut spricht. Wir dürfen uns somit *die Kontrastbeziehung auf langer Strecke von der Netzhaut bis in die Präterminalregion hinauf*, und zwar unter Summierung erfolgend, denken. Eine Einschränkung auf den retroretinalen Abschnitt zwischen Chiasma und Sehsphäre² wäre ebensowenig berechtigt wie eine rein retinale³ Lokalisation. Für die Netzhaut selbst hat sich ergeben, daß die der farbigen Verstimmung zugrunde liegenden Vorgänge noch *vor* dem Beginn der Strecke der Kontrastbeziehung zu lokalisieren sind; daraus ergibt sich die wichtige Folgerung, daß die letztere erst zentral von dem reizvermittelnden Apparat, also etwa „hinter“ der Region der photochemischen Sehstoffe, einsetzt (GOLDMANN⁴). Eine bioelektrische Äußerung der retinalen Komponente des Kontrastvorganges wurde an der bloß der Stäbchen-Zapfenschicht homologen Netzhaut des Cephalopodenauges vermißt (FRÖHLICH⁵); an der mehrschichtigen Retina des Froschauges scheint hingegen eine solche trotz

¹ TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. **122**, 98 (1904). — EBEBECKE, U. (unter retroepithelialer Lokalisation des Kontrastes): Ebenda **186**, 200 (1921). — Vgl. auch C. L. SHERRINGTON: J. of Physiol. **21**, 33 (1897) — Schäfers Textbook of Physiol. **2**, 840 (1897) — The integrative action of the nervous system. p. 208. London 1910.

² Für eine rein retroretinale, ja zentrale Lokalisation sind speziell eingetreten H. HARTTRIDGE [J. of Physiol. **50**, 47 (1915)], G. E. MÜLLER [Darstellung und Erklärung der verschiedenen Typen der Farbenblindheit, S. 31ff. Göttingen 1924] und A. BRÜCKNER [Pflügers Arch. **142**, 241 (1919) — Schweiz. med. Wschr. **55**, 248 (1925)]. — GRANIT, F.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **48**, 147. spez. 216 (1926). — BÁRÁNY, R. (für rein corticale Lokalisation in der inneren Körnerschicht): Nova Acta Soc. Sci. Upsal., Erg.-Bd. 1927, 1, spez. 10. — H. KÖLLNER: [Sitzgsber. physik.-med. Ges. Würzburg **1915**, 30 — Arch. Augenheilk. **80**, 63 (1916)] lokalisiert den Kontrast — unter unzutreffender Gleichsetzung von binokularem und unokularem Kontrast, wobei der letztere nur scheinbar, nämlich infolge Prävalenz der Konturen, überwiege — vorwiegend in die zentralen Teile der Sehbahn.

³ Vgl. A. GUTTMANN: Z. Psychol. u. Physiol. **51**, 159 (1920). — E. HERING hat die Meinung (v. KRIES, NEIGLICK u. a.) wiederholt zurückgewiesen, als ob die physiologische Theorie des Kontrastes eine rein periphere Lokalisation erfordere oder behauptete [Pflügers Arch. **39**, 159. spez. 163 (1886); **40**, 172, spez. 182 (1887); **41**, 20 (1887)]. Er selbst hat die Frage des Ortes des Simultankontrastes völlig offen gelassen.

⁴ GOLDMANN, H. (II — unter TSCHERMAK): Pflügers Arch. **210**, 70, spez. 111 (1925).

⁵ FRÖHLICH, F. W.: Z. Psychol. u. Physiol. **48**, 354 (1914).

der gegebenen physikalischen Komplikationen nachweisbar zu sein, speziell in Form von verspätetem Einsetzen des Erregungsstromes in der unbelichteten Netzhauthälfte (TSCHERMAK¹).

6. Anhang.

Kontrastive Merkllichkeit des blinden Fleckes².

Die Stelle des Sehnervenaustrittes ist unter den gewöhnlichen Verhältnissen des binokularen Sehens unmerklich. Hingegen tritt der blinde Fleck bei Öffnen eines einzelnen Auges nach Lichtabschluß, also nach Dunkeladaptation, auf weißem Grunde deutlich als dunkle Scheibe, anfangs mit anschließendem Gefäßschatten (AUBERT, ZEHENDER) hervor — vorausgesetzt, daß der Grund gleichmäßig beschaffen und von geeigneter Helligkeit ist, wie sie beispielsweise am wolkenlosen Himmel bei Sonnenuntergang gegeben ist. Auf tiefschwarzem Grunde wird eine helle Scheibe merklich. Rascher Beleuchtungswechsel, plötzliche Erhellung oder Verdunkelung gerade der Gegend des blinden Fleckes, energische Augenbewegungen, Steigerung des intraokularen Druckes und plötzliches Freigeben begünstigen die Erscheinung (PURKINJE, HELMHOLTZ, AUBERT, CHARPENTIER, TSCHERMAK, BRÜCKNER). Von der Erscheinungsweise als dunkler Fleck auf hellem Grunde ist auch ein negatives Nachbild zu erhalten (CHARPENTIER). — Unter geeigneten Bedingungen kann durch das Merkllichwerden des blinden Fleckes der Anschein von sog. Irradiation daselbst erweckt werden: fixiert man nämlich einen schwarzen Grund, welcher längs einer durch den blinden Fleck laufenden Geraden an einen weißen Grund grenzt, so zeigt der erstere entsprechend der Durchlaufstelle eine scheinbare schwarze Ausbuchtung in die weiße Zone hinein (BRÜCKNER, HOFMANN). Umgekehrt ist bei Fixation eines weißen Grundes mit angrenzender schwarzer Zone eine helle Ausbuchtung ins Schwarz hinein zu sehen (BRÜCKNER). Daß hiebei nichts anderes erfolgt als eine kontrastive Hervorhebung des blinden Fleckes, keine wahre „Erregungsausbreitung“, beweist einerseits das schwächere Mithervortreten der zweiten ergänzenden, jedoch zum Grunde gegensätzlichen Scheibenhälfte, andererseits vor allem die „Loslösung“ des blinden Fleckes als volle helle bzw. schwarze Scheibe bei plötzlichem Hereinrücken der schwarzen bzw. weißen Randzone gegen den Fixationspunkt (TSCHERMAK).

Auch in farbigem Kontrast kann der blinde Fleck erscheinen, und zwar als blaugrüner Schatten auf gelblichrotem Grunde bei Durchleuchtung der geschlossenen Lider oder stark seitlicher Beleuchtung des geöffneten Auges (AUBERT, CHARPENTIER, TSCHERMAK). Analoges gilt für das Hervortreten des blinden Fleckes bei Reizung des Auges durch Schließung eines konstanten Stromes — und zwar als helle bläuliche Scheibe auf verdunkeltem gelblichem Grund bei aufsteigender Stromrichtung, als dunkle gelbliche Scheibe auf hellem, bläulichem Grund bei absteigendem Strom (vielfach untersucht seit PURKINJE — vgl. S. 316). — Jedenfalls erweist sich sonach der blinde Fleck als in der Sehspäre vertreten — trotz Fehlens entsprechender Anfangselemente.

Die Unsichtbarkeit oder besser Unmerklichkeit des blinden Fleckes unter den Verhältnissen des gewöhnlichen Sehens ist bei binokularer Beobachtung darin begründet, daß der Eindruck der korrespondierenden Region des anderen Auges prävaliert. Bei Benutzung nur eines Auges ist der blinde Fleck anfangs kontrastiv sichtbar, verliert aber bald an Merkllichkeit, ohne daß die betreffende Region subjektiv ganz gleichmäßig würde. Eine Ausfüllung durch Verzerrung

¹ Nach eigenen, noch nicht abgeschlossenen Versuchen.

² Vgl. die Monographie A. TSCHERMAKS: Über Merkllichkeit und Unmerklichkeit des blinden Fleckes. Erg. Physiol. (Asher-Festschr.) 24, 330 (1925).

der Eindrücke der Umgebung (sog. Schrumpfungstheorie — WITTICH, FUNKE, FERREE und RAND, LOHMANN, BARD¹) oder durch diffuse Miterregung (sog. physiologische Irradiation in den zugehörigen zentralen Nervenelementen — zuerst von PLATEAU vertreten, von BRÜCKNER, F. B. HOFMANN² wieder aufgenommen; bereits von WELCKER und VOLKMANN bestritten) ist m. E. abzulehnen. Vielmehr sei es als die annehmbarste Vorstellung (Gewichtstheorie nach TSCHERMAK) bezeichnet, daß der dem blinden Fleck entsprechende optische Eindruck — anfangs ein durch mäßigen Simultankontrast verschwärztes Eigengrau, später infolge von Adaptation an den Kontrastreiz immer weniger verändertes Eigengrau — durch sein geringes Gewicht gegenüber den durch äußere Reize bewirkten Veränderungen des übrigen Sehfeldes ganz in den Hintergrund trete, somit auch bei einäugigem Sehen unmerklich werde. Daneben ist eine Mitwirkung psychischer Faktoren, speziell eine Ausfüllung nach der inneren „Wahrscheinlichkeit“ durch ergänzende Phantasie, für gewisse Personen nicht auszuschließen³.

B. Irradiation⁴.

1. Erscheinungen der Irradiation.

Als Irradiationsphänomene werden Änderungen des scheinbaren Ortes der Konturen und der scheinbaren Größe von optischen Eindrücken bezeichnet, wie sie bei Verschiedenheit der Beleuchtung bzw. der Helligkeit eintreten. Hierher gehört das Verschiedengrößerscheinen der Fixsterne nach ihrer Helligkeitsklasse, das Größerscheinen der hellen Himmelskörper auf dunklem Himmel als auf hellem, das Größerscheinen einer weißen Scheibe auf schwarzem Grund, verglichen mit einer schwarzen Scheibe auf hellem Grund; in analoger Weise erscheinen zwei gleiche graue Papierscheiben oder durchstrahlte Löcher verschieden groß, wenn die eine auf weißem, die andere auf schwarzem Grunde betrachtet wird — auch macht ein Licht, hinter einer Kante gesehen, einen scheinbaren Einschnitt in diese, hinter einem Draht gesehen gar eine Unterbrechung desselben. Neben solchen Fällen von *positiver Irradiation*, d. h. scheinbarer Vergrößerung von helleren bzw. lichtstärkeren Flächen (bzw. der entsprechenden „Empfindungsfläche“ gegenüber dem schematischen Gesichtswinkel), gibt es aber auch Fälle von *negativer Irradiation* (VOLKMANN), d. h. scheinbarer Vergrößerung von dunkleren Flächen — so von schwarzen Fäden, schmalen Streifen (unter 3') oder grauen Scheibchen auf einem Grund von passender Helligkeit bzw. bei relativ schwacher Beleuchtung.

¹ BARD, L. (Schließung der Lücke durch Konvergentprojektion der Elemente des circumpapillaren Netzhautwulstes): J. Physiol. et Path. gén. **1919**, 295 — Arch. d'Ophthalm. **39**, 449 (1922); **44**, 5 (1927). — Dagegen: E. HARTMANN: Ann. d'Ocul. **164**, 329 (1927).

² BRÜCKNER, A.: Pflügers Arch. **136**, 610 (1910). — HOFMANN, F. B.: S. 190 ff., spez. 197 (1920—25). — K. KOFFKA hat sogar eine direkte Lichtempfindlichkeit des Sehnervenaustrittes vertreten [Brit. J. Psychol. **14**, 269 (1924)]; vgl. dazu auch A. STERN: Psychol. Forschg **7**, 9 (1925) und N. FEINBERG: Ebenda **7**, 16 (1925).

³ Vgl. auch die Annahme einer „physiologischen Kohärenz“, wie sie der Kollektivauffassung optischer Eindrücke nach der Komplextheorie zugrunde liegt, bei G. E. MÜLLER: Komplextheorie und Gestalttheorie, spez. S. 24 ff. Göttingen 1923.

⁴ An Literatur sei hier nur zitiert: HELMHOLTZ, H.: Physiol. Optik, 1. Aufl., 321 ff.; 3. Aufl., 2, 155 ff. — HERING, E.: Über Irradiation. Hermanns Handb. **3** (2), 440 (1880). — VOLKMANN, A. W.: Ber. sächs. Ges. Wiss. **2** (3), 129 (1857) — Physiol. Unters. im Gebiete der Optik **1** (1863); **2** (1864). — AUBERT, H.: S. 189 ff. (1865); S. 575 ff. (1875). — TSCHERMAK, A.: Kontrast und Irradiation. Erg. Physiol. **2** (2), 726, spez. 788 (1903). — VERESS, E.: Arch. internat. Physiol. **1**, 138 (1904). — BOSWELL, F. B.: Z. Sinnesphysiol. **41**, 119 (1906).

HOFMANN, F. B.: Raumsinn des Auges. Gracfe-Saemischs Handb. d. Augenheilk. 2. Aufl., 1. T., XIII. Kap., S. 8 — 19, 23 ff., 41 (1920—1925). — HEUVEN, J. A. VAN: Nederl. Tijdschr. Geneesk. **69**, 1391 (1925) — Brit. J. Psychol. **17**, 127 (1926).

2. Maßgesetze.

Messende Untersuchungen über die Größe der Irradiation haben zu folgenden Sätzen geführt (PLATEAU, VOLKMANN, AUBERT, LEHMANN, ASHER¹):

1. Der Zuwachs an scheinbarer Größe durch Irradiation ist

a) oberhalb einer gewissen Minimalgröße vom Gesichtswinkel des Objektes unabhängig;

b) unterhalb dieser Grenze fällt er zunächst um so größer aus, je kleiner der Gesichtswinkel ist, so daß nur das Produkt aus Gesichtswinkel und Quadratwurzel der Lichtstärke in Betracht kommt²;

c) bei wenigen Winkelminuten (unter 2—3') bleibt der Gesichtswinkel wieder ohne Einfluß auf die scheinbare Größe. (Sobald eben der Durchmesser des schematischen Netzhautbildchens kleiner ist als die Breite des wirksamen Aberrationsgebietes, wächst die Irradiation derart mit der Abnahme des Gesichtswinkels an, daß die scheinbare Größe des Objektes konstant bleibt.)

2. Der Zuwachs an scheinbarer Größe wächst mit der Lichtstärke. Bei sehr kleinen Winkelwerten (unter 2—3') entscheidet über die scheinbare Größe nur mehr die Lichtmenge, so daß der Eindruck scheinbar gleich groß bleibt bei alleiniger Änderung der Objektgröße, aber Konstanthalten der Lichtmenge und sich ändert bei alleiniger Änderung der Lichtmenge, aber Konstanthalten der Objektgröße. — Daß bei all diesen Sätzen der Zustand des Sehorgans schematisch als konstant vorausgesetzt wird, bedarf kaum der Erwähnung.

Die Abhängigkeit der Irradiation vom Adaptationszustand und von der Netzhautregion bzw. der Lage des Bildes zur optischen Achse ist noch nicht erschöpfend untersucht. Für das indirekte Sehen wird bei Helladaptation fast alleinige Bedeutung der Lichtstärke (gegenüber der Winkelgröße) angegeben, bei Dunkeladaptation Einflußnahme der Quadratwurzel der Flächengröße — für das direkte Sehen Proportionalität zur Flächengröße (PIPER³). Ein Prävalieren der Irradiationsphänomene bei schiefer Incidenz der Bildbüschel gegenüber paraxialer Incidenz wird behauptet (LE ROUX⁴). Die Beziehung der Irradiation zum Simultankontrast sei erst im Zusammenhang mit der Darstellung der Theorie jenes Gebietes behandelt.

3. Theorien der optischen Irradiation.

Zur Erklärung der Irradiationserscheinungen wurde von nicht wenigen Autoren eine Querausbreitung starker örtlicher Erregung, also eine gleichnamige Miterregung und Mitempfindung der benachbarten Netzhautelemente angenommen. Diese *Hypothese einer physiologischen Irradiation* hat bei DESCARTES, HERSCHEL und speziell PLATEAU (1839—1880) Vertretung gefunden. In ähnlicher Weise suchten E. v. BRÜCKE (1851), A. E. FICK (1878), DONDERS, O. BULL, GUILLERY, M. BLIX (1895), EXNER (1898), BOSWELL (1906), PRANDTL (1927) speziell die sog. gleichfarbige Induktion (S. 483) auf eine „gegenseitige Unterstützung“ der Netzhautelemente bei der Farbenempfindung zurückzuführen.

¹ LEHMANN, A.: Pflügers Arch. **36**, 580 (1885) — Wundts Philos. Stud. **3**, 497 (1886). — ASHER, L.: Z. Biol. **35**, 394 (1897) [vgl. dazu auch GUILLERY: Z. Psychol. u. Physiol. **16**, 264 (1898)]. — Weiteres bei A. TSCHERMAK: a. a. O. 1903, S. 790.

² Vgl. den Satz von AN. RICCÒ [$S \cdot F = k$ — Ann. Ottalm. **6** (3), 373 (1877) — Zbl. prakt. Augenheilk. **1877**, 122] — bestätigt von O. BULL (1881), DONDERS (1881), A. E. FICK (1888), GUILLERY (1895), nach oben begrenzt durch AUBERT (1865), GUILLERY (1895), SCHOUTE (1899), CHARPENTIER (1900). Vgl. dazu A. KÜHL: Z. Biol. **60**, 481 (1913) — G. JAECKEL: Physik. Z. **25**, 13 (1924). — Siehe ferner oben S. 323, 395.

³ PIPER, H.: Z. Psychol. u. Physiol. **32**, 98 (1903).

⁴ LE ROUX, F. B.: C. r. Acad. Sci. **76**, 960 (1873).

In neuerer Zeit wurde jene Hypothese, speziell zur Erklärung der Unmerklichkeit des blinden Fleckes, von BRÜCKNER¹ und F. B. HOFMANN² wieder aufgenommen. Vom physiologischen Standpunkte aus wäre es sehr sonderbar, wenn neben der als physiologisch, nicht psychologisch erwiesenen gegensinnigen, den örtlichen Reizeffekt einengenden Wechselwirkung noch eine gleichsinnige, den Reizeffekt ausbreitende Erregungsbeziehung der Einzelelemente des Sehorgans bestünde, selbst wenn letztere nur in besonderen Fällen — so bei überstarker Reizung oder entsprechend dem blinden Fleck — hervortreten sollte. Die Abhängigkeit des Farbigerscheinsens einer Reizfläche von ihrer Größe, bzw. die Möglichkeit, die Schwäche des Reizes durch die Größe der gereizten Fläche bzw. durch eine Mehrzahl minimaler Reizflächen³ zu ersetzen, läßt sich sehr wohl darauf begründen, daß hierbei infolge der Aberration jedes einzelne Netzhautelement von einer größeren Menge farbigen Lichtes getroffen wird⁴. Ebenso findet das Dunklererscheinen eines isolierten schwarzen Streifens auf weißem Grunde im Gegensatz zum Hellererscheinen einer Streifengruppe (PRANDTL) seine Erklärung in der stärkeren Schwarzinduktion seitens der ausgebreiteten weißen Umgebung. Es bedarf dazu (ebenso wie zur Erklärung der „Spinnwebfäden“ in Linienmustern s. oben S. 492) nicht der Annahme einer gleichsinnigen Induktion oder Irradiation vom Weiß her. — Eine Berechtigung oder gar Nötigung zur Annahme einer physiologischen Irradiation bzw. einer gegenseitigen Unterstützung oder Ergänzung gleichartiger Regungen des Sehorgans besteht m. E. überhaupt nicht. Eine restlose Erklärung der Irradiationsphänomene ist vielmehr in der physikalischen Lichtaberration innerhalb der optischen Medien des Auges und in der Beschränktheit oder Unzulänglichkeit der physiologischen Kontrastfunktion zu finden. Schon die tatsächlichen Mängel des bilderzeugenden Apparates, über welche uns die direkte Beobachtung nur in sehr gemäßigter Form Aufschluß gibt, lassen eine erhebliche Lichtaberration erwarten. Gedacht sei dabei speziell an die bei Spaltlampenbeleuchtung sehr sinnfällige Inhomogenität der brechenden Medien, aber auch an deren regulären wie irregulären Krümmungsastigmatismus und Zentrierungsmangel, an den Astigmatismus schiefer Büschel sowie an die mannigfache Lichtreflexion und die sphärische, chromatische, diffraktive Aberration! (Vgl. auch das oben S. 489 Gesagte.)

Direkt beweisend für die Annahme, daß im Auge, also auch bei optimaler Einstellung, immer nur eine Abbildung in Zerstreuungskreisen erfolgt (VOLKMANN, AUBERT, GULLSTRAND⁵), erscheinen die oben formulierten Irradiationsätze — ebenso die Tatsache, daß die Sehschärfe des Auges in hohem Maße von der Beleuchtung abhängt (vgl. S. 371 Anm. 2, 388, 391, 442, 491). Demzufolge ist es als unmöglich zu bezeichnen, objektive Bilder von der Größe eines einzelnen Netzhautzapfens oder gar darunter zu erzeugen [VOLKMANN (1863), AUBERT (1876), HERING (1882–1887), ASHER (1892) — entgegen SCHOUTE⁶ (1898)]. Das

¹ BRÜCKNER, A.: Pflügers Arch. **136**, 610, spez. 655, 656 (1910); **142**, 421 (1911). — Vgl. S. EXNER: Ebenda **73**, 117, spez. 155 (1898).

² ÖHRWALL, H.: Upsala Läk.för. Forh., N. F. **26**, 107 (1921). — HOFMANN, F. B.: Raumsinn S. 18, 25, 26, 66, 99ff., 190–198 (1920–25); ähnlich A. PRANDTL: Z. Sinnesphysiol. **58**, 263 (1927) [vgl. auch Z. Psychol. **99**, 221 (1926)]. Vgl. dazu kritisch A. TSCHERMAK: Erg. Physiol. **24**, 330, spez. 365ff. (1925).

³ FICK, E.: Pflügers Arch. **17**, 152 (1878).

⁴ Vgl. dazu u. a. A. LEHMANN: Pflügers Arch. **36**, 58 (1885).

⁵ VOLKMANN, A. W.: Physiol. Unters. im Gebiete der Optik **1** (1863). — AUBERT, H.: S. 190 (1865); S. 576 (1876) (vgl. auch S. 494 betr. Frage der „gegenseitigen Unterstützung“). — GULLSTRAND, A.: Zusätze zu HELMHOLTZ, Physiol. Optik, 3. Aufl., **1**, 378ff. (1909).

⁶ SCHOUTE, G. J.: Z. Psychol. u. Physiol. **19**, 251 (1898). Die Aufklärung seines Experimentum crucis (Verschiedengroßerscheinen von vier objektiv gleich großen, verschieden lichtstarken Minimalflächen auch bei engem Umschließen mit objektiv gleichgroßen, subjektiv

Vermögen, dünnste dunkle Fäden (von etwa $0,2 \cdot 10^{-6}$ mm) auf hellem Grunde sehen zu können, wird nicht durch die Abmessungen der Netzhautzapfen, sondern durch die Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeiten unter gleichzeitigem Einfluß des Kontrastes bestimmt (EINTHOVEN¹). Ebenso sind Unterschiede an scheinbarer Größe ausschließlich auf die Zahl der wirksam gereizten Zapfen zurückzuführen. Auch die Möglichkeit einer aberrativen Mischung von verschiedenfarbigen kleinflächigen Lichtreizen, und zwar bereits oberhalb eines Zapfenöffnungswinkels, spricht gegen eine stigmatische Abbildungsweise bzw. gegen eine Erzeugung von Einzelzapfenbildern. — Zu der Astigmatik der Bilderzeugung kommen noch die in gleichem Sinne wirkenden Blickschwankungen auch während „festgehaltener“ Fixation hinzu (ÖHRWALL²). Es ist also an dem Bestehen von Aberrationsflächen statt einzelner Bildpunkte, von Aberrationssäumen mit stetigem Gefälle statt sprunghafter Grenzen auch bei optimaler Distanzeinstellung des Auges nicht zu zweifeln; mit Recht wurde ein solches Verhalten bei der oben gegebenen Darstellung der biologischen Nutzleistung des Kontrastes vorausgesetzt (S. 489). Zur scheinbaren Einengung des Aberrationsgebietes, ja zur Produktion subjektiver Punkte, zur Bildung und Festsetzung von Anschauungskonturen innerhalb der Bildsäume führt erst die beschränkte Unterschiedsempfindlichkeit und der Simultankontrast, welcher einerseits durch Schwarzinduktion die Wirksamkeitsgrenze des aberrierten Lichtes hereinrückt, andererseits durch einseitiges Ungedrücklassen der direkt gereizten „Randelemente“ diesen einen relativen Helligkeitszuwachs verschafft. Bei der vielfachen Variabilität der Lichtverteilung im Aberrationsgebiete³ sowie jener physiologischen Faktoren selbst fällt die Konturenbestimmung unter verschiedenen Bedingungen recht verschieden aus, doch gestatten die Irradiationserscheinungen in letzter Linie durchwegs eine Zurückführung auf die physikalische Lichtaberration.

aber gleichfalls verschieden groß erscheinenden Ringen s. bei TSCHERMAK: *Ergeb. Physiol.* **2** (2), 726, spez. S. 794 (1903). S. auch die Auseinandersetzung bei A. GULLSTRAND (zit. Anm. 5) in HELMHOLTZ: *Physiol. Optik*, 3. Aufl., **1**, 376 (1909); ebenso bei H. ÖHRWALL: *Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.)* **42**, 104 (1922); ferner den Nachweis merklicher Lichtaberration bei Abbildung eines lichtstarken Objektes auf dem blinden Fleck seitens DONDER, COCCIUS, A. FICK und P. DU BOIS-REYMOND, E. HERING: *G.-Z.* S. 114 — vgl. oben S. 489, Anm. 4.

¹ EINTHOVEN, W.: *Pflügers Arch.* **191**, 60 (1921).

² ÖHRWALL, H.: *Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.)* **42**, 104 (1922). — Vgl. die Darstellung im Kapitel Augenbewegungen.

³ Vgl. den Versuch einer schematischen Berechnung der Lichtverteilung, speziell des Randgefälles im Aberrationsgebiete bei HELMHOLTZ (1856), DELBOEUF (1873), LEHMANN (1885), M. SALZMANN [*Graefes Arch.* **39** (2), 83 (1893)].

Die Abweichungen des Farbensinnes.

Von

HANS KOELLNER †¹

Würzburg.

Mit Nachträgen ab 1924 von

ERNST ENGELKING

Freiburg.

Mit 17 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

v. HELMHOLTZ, H.: Handbuch d. Physiol. Optik 2, 3. Aufl. — HERING, E.: Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn, Handbuch von Graefe-Saemisch, 1915. — v. HESS, C.: Farbenlehre, in Ergebnisse d. Physiol. von ASHER u. SPIRO. XX. Jahrg. — KOELLNER, H.: Die Störungen des Farbensinnes. Berlin: S. Karger 1912. — v. KRIES, J.: Gesichtsempfindungen. Nagels Handbuch d. Physiol. 3, 109.

I. Die angeborenen Anomalien des Farbensinnes.

(Einteilung, allgemeine Richtlinien für die Untersuchung.)

Die angeborenen Störungen des Farbensinnes treten in verschiedenen Formen auf, die zwar nicht scharf voneinander geschieden sind, ja sogar teilweise vollkommene Übergänge zeigen, die jedoch in so typischer Weise wiederkehren, daß sie ohne Zwang in wohlcharakterisierte Gruppen eingeteilt werden können. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei der totalen Farbenblindheit, die stets in ein und derselben Form auftritt. Bei der partiellen Farbenblindheit haben auch alle neuen Untersuchungen immer wieder bestätigt, daß von den vier unveränderlichen Grundfarben HERINGS stets eines der beiden Gegenfarbepaare Rot-Grün und Blau-Gelb vorwiegend in Mitleidenschaft gezogen ist. Ich betone ausdrücklich *vorwiegend*, denn die frühere Anschauung, daß die Empfindung für je ein Farbenpaar allein gestört, die für das andere dagegen normal ist, hat sich als irrig herausgestellt. Trotzdem bleibt der Unterschied aber stets so groß, daß sich die partielle Farbenblindheit nach wie vor in Rotgrün-

¹ KOELLNERS Manuskript lag bei seinem Tode am 7. II. 1924 im wesentlichen vollendet vor, wenn auch eine letzte Durchsicht offenbar noch beabsichtigt war. Es fehlten aber an vielen Stellen die Literaturangaben, auf die im Text verwiesen war, und es fehlten sämtliche Abbildungen. Auf Grund der Andeutungen im Text habe ich sie, wie ich glaube, durchweg im Sinne KOELLNERS, ergänzt. Durch den bis zum Jahre 1928 verzögerten Druck wurden ferner einige Ergänzungen notwendig, die ich auf Wunsch des Herausgebers eingefügt habe, aber ohne den KOELLNERSchen Text sonst zu berühren, auch wo er Meinungen zur Darstellung bringt, die von meinen eigenen mehr oder weniger abweichen. Es sei dies ausdrücklich betont. Größere Einfügungen meinerseits sind deshalb durch ein E als solche kenntlich gemacht.

ENGELKING.

blindheit und Gelbblaublindheit trennen läßt. Von der ersteren führen fortlaufende Übergänge zum normalen Farbensinn¹, die bei ihrer theoretischen und praktischen Bedeutung eine besondere Besprechung notwendig machen.

Die Untersuchung der Qualität der Farbenempfindung stößt bei den angeborenen Farbensinnstörungen auf gewisse Schwierigkeiten. Denn die betreffenden Individuen haben gelernt, ihr Urteil über die Farben der Gegenstände auf allerlei Nebenumstände zu gründen und verbinden fast immer die Farbenamen, die der Normale anwendet, mit ihren abweichenden Empfindungen. Benennungen farbiger Objekte können also im allgemeinen nur insofern verwertet werden, als aus bestimmten fehlerhaften Urteilen geschlossen werden kann, daß die betreffende Farbe anders als vom Normalen gesehen wird. Im übrigen sind wir auf Gleichungen angewiesen, um festzustellen, ob Lichter und Lichtgemische, welche der Normale farbig unterscheidet, gleich gesehen werden, und umgekehrt, ob solche, welche der Normale gleich sieht, verschieden erscheinen. Von entscheidendem Werte für die Qualität der Farbenempfindungen sind natürlich die leider sehr seltenen Fälle einseitiger Farbensinnstörung.

1. Die angeborene totale Farbenblindheit.

Bei allen total Farbenblinden lenken charakteristische Begleiterscheinungen die Aufmerksamkeit in erster Linie auf sich, nämlich *Nystagmus*², *Lichtscheu*, die mit wechselnder Lichtstärke der Umgebung zunimmt, und *Herabsetzung der Sehschärfe*, die günstigstenfalls $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ des Normalen zu betragen pflegt. Meist besteht gleichzeitig *Astigmatismus*.

Die *Farbenempfindung* ist auf die Unterscheidung von Helligkeitsunterschieden beschränkt, d. h. jedes beliebige farbige Licht ergibt mit einem anderen eine vollkommene Gleichung, sobald die Intensitäten entsprechend abgestuft werden. Aus diesem Grunde kann ein derartiges Farbensystem auch ein *monochromatisches* genannt werden. Die Qualität der Empfindung dürfte, wie aus verschiedenen Gründen angenommen werden muß, dem Farblossehen des Normalen entsprechen.

Allerdings kommt es vor, daß gelegentlich noch der Rest einer Farbempfindung vorliegt. So sah ich einen Fall, bei welchem rote und blaue Kreiseischeiben, aus naher Entfernung betrachtet, nebeneinander keine vollkommene Gleichung ergaben, sondern als schwachgelblich und bläulich noch farbig unterschieden wurden. Diese Verhältnisse bedürfen bei den total Farbenblinden fernerhin näherer Untersuchung.

Durch Gleichungen sowohl mit Pigmentfarben (z. B. am Farbenkreisel) als auch mit Spektralfarben läßt sich nachweisen, daß die *Reizwerte für die total Farbenblinden fast vollkommen die gleiche Abhängigkeit von der Wellenlänge besitzen wie beim Dämmerungssehen des Normalen*³ und in der Tierreihe bei allen Wirbellosen sowie bei den Fischen. Die umstehende Kurve (Abb. 176) mag diese Übereinstimmung erläutern. Sie ist stets vorhanden, wenn auch geringe individuelle Unterschiede dabei vorkommen, und mit ihr nimmt die angeborene

¹ Bei der Blaugelbblindheit sind derartige Übergänge noch nicht bekannt (vgl. jedoch Abschnitt I 5).

² KÖNIG; Sitzsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 1894, 577 — Z. Psychol. 20, 425 (1899). — v. KRIES: Ber. dtsch. naturf. Ges. 9, 61. — Spezielle Untersuchung über den Nystagmus bei totaler Farbenblindheit sowie Literatur: ENGELKING: Pflügers Arch. 201, 220 (1923). — WAARDENBURG: Nederl. Tijdschr. Geneesk. 68, Nr 10 (1924).

³ Zuerst von HERING nachgewiesen (Pflügers Arch. 49, 563). Ausführliche Monographie mit Literatur GRUNERT: Über angeborene totale Farbenblindheit. Graefes Arch. 56, 132 (1903). — Weitere Untersuchungen: BRUNE: Klin. Mbl. Augenheilk. 44 (1906). — HESSBERG: Ebenda 47 II, 129 (1909). — MAY: Z. Sinnesphysiol. 42, 69 (1907). — ENGELKING: Klin. Mbl. Augenheilk. 66, 707 u. 69, 177 (1922).

totale Farbenblindheit unter allen angeborenen und erworbenen Farbensinnstörungen eine völlige Sonderstellung ein. Bemerkenswert ist, daß auch die Absorptionskurve des Sehpurpurs den gleichen Verlauf aufweist.

Bei der großen theoretischen Bedeutung, welche diesem charakteristischen Verhalten aller total Farbenblinden beigelegt worden ist, müssen die Verhältnisse, welche sich bei der *Dunkeladaptation* der total Farbenblinden ergeben, noch einer näheren Betrachtung unterzogen werden.

Der *Verlauf der Dunkeladaptation* ist im Anfang gegenüber dem Normalen mehrfach verzögert gefunden worden (z. B. HOFMANN¹), wie denn auch gegenüber hoher Lichtintensität die total Farbenblinden eine starke Hellempfindung haben, aus der sich auch das charakteristische Blendungsgefühl erklärt. Nach

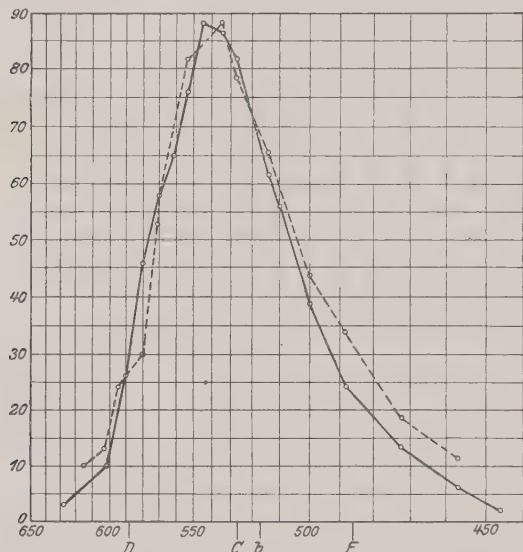


Abb. 176. Verteilung der Helligkeit für den total Farbenblinden — — — — und der Dämmerungswerte für einen Deuteranopen — im prismatischen Spektrum des Nernstlichts. (Nach NAGEL, aus HELMHOLTZ: Handbuch der physiologischen Optik.)

kurzem Dunkelaufenthalt stimmt jedoch der weitere Verlauf der Adaptation mit derjenigen des Normalen überein und erreicht auch die gleiche Endempfindlichkeit (MAY², HOFMANN u. a.). Das *Purkinjesche Phänomen* fehlt natürlich bei den total Farbenblinden. Ja, es ist sogar nach längerem Dunkelaufenthalt das umgekehrte Verhalten festgestellt worden: die kurzwelligen Lichter (Blaugrün) büßen relativ zu den langwelligen (Rot) schließlich etwas an Reizwert ein (z. B. MAY), wenn auch nur in geringem Grade.

Besondere Aufmerksamkeit ist im Kampfe um die Farbensinntheorien von jeher dem Verhalten der *Fovea centralis* zugewendet worden. Der Versuch, bei Helladaptation ein *zentrales Skotom* nachzuweisen, ist in vielen

Fällen trotz aller Bemühungen und unter Verwendung verschiedenster Fixationsmittel nicht gelungen, dagegen konnte das Skotom bei herabgesetzter Beleuchtung wiederholt gefunden werden. Das hat seinen Grund offensichtlich darin, daß hier im Zustande der Dunkeladaptation die Macula die gleiche *Unterlegenheit gegenüber den exzentrischen Netzhautstellen* besitzt wie im normalen Auge (zuerst von HERING und HESS³ nachgewiesen). Sie läßt sich (nach HESS⁴) besonders gut dadurch zeigen, daß man einen mittelweißen Kartonstreif vor dem dunkeladaptierten Auge vorüberführt: er erscheint dann foveal nach rückwärts ausgebuchtet und schmaler (Abb. 177). Diese foveale Unterlegenheit besteht, wo sie sich nachweisen läßt, sowohl für langwellige als auch für kurzwellige Lichter (BEST⁵). Die prinzipielle

¹ HOFMANN: Über die maculare Dunkeladaptation der total Farbenblinden. Z. Biol. 78, 251 (1923). — Vgl. auch WÖLFFLIN: Klin. Mbl. Augenheilk. 72, 1 (1924).

² MAY: Ein Fall totaler Farbenblindheit. Z. Sinnesphysiol. 42, 69 (1907).

³ HERING u. HESS: Pflügers Arch. 71, 105 (1908).

⁴ HESS: Neue Beobachtungen an total Farbenblinden. Ber. üb. d. 31. ophthalm. Ges. Heidelberg 1903, S. 290.

⁵ BEST: Z. Biol. 68, 111 (1917).

Bedeutung, welche man dieser Feststellung hin und wieder für die theoretischen Auffassungen beigemessen hat, ist jedoch in neuerer Zeit dadurch sehr gemindert worden, daß HOFMANN¹ bei ein und demselben Farbenblinden nur auf dem einen Auge die Minderwertigkeit der Fovea fand, an dem anderen Auge dagegen vermißte. Individuelle Unterschiede kommen demnach sicher vor.



Abb. 177. Foveale Ausbuchtung und Verschmälerung eines vor dem dunkeladaptierten Auge vorübergeführten schwach beleuchteten Kartonstreifens. Der Pfeil zeigt die Bewegungsrichtung an. (Nach C. HESS.)

Die Prüfung *pupillomotorischer Reizwerte* der Lichter mit dem HESSschen Pupilloskop hat schließlich auch auf objektivem Wege einen Anhaltspunkt für die Schwere der total Farbenblinden ergeben. Im allgemeinen entsprechen sie, wie zu erwarten ist, den sensorischen Reizwerten, d. h. sie ergeben die geringe Wirksamkeit der langwelligen gegenüber den kurzwelligen Lichtern (s. Abb. 178). Im Gegensatz zu den Normalen und allen partiell Farbenblinden hat sich die pupillomotorische Unterschiedsempfindlichkeit als deutlich herabgesetzt erwiesen.

Am gut helladaptierten, total farbenblinden Auge erweitert sich bei Verdunkelung die Pupille nicht mit der gleichen Geschwindigkeit wie bei allen anderen Farbensinnanomalien (ENGELKING²), wenn auch hierbei wiederum individuelle quantitative Unterschiede bestehen (s. Abb. 179).

E. Diese Beobachtungen sind neuerdings von WÖLFFLIN³ und WAARDENBURG⁴ bestätigt worden. L. PETER⁵ fand bei mehreren Fällen „träge Pupillenreaktion“.

Die *anatomische Untersuchung* total farbenblinder Augen hat ergeben, daß neben den Stäbchen auch Zapfen vorhanden sind, und zwar in der Fovea nicht in merklich geringerer Zahl als normal. Doch waren sie in dem Falle von LARSEN⁶ zweifellos nicht normal, auffallend plump, und die Außen-

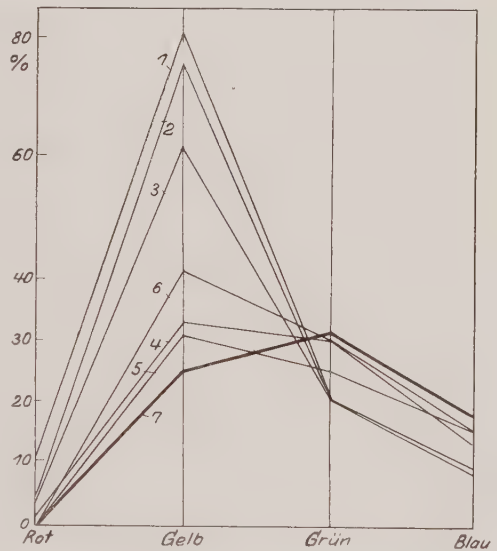


Abb. 178. Pupillomotorische Valenzen von Lichtern verschiedener Wellenlänge bei verschiedenen Formen des Farbensinnes. Kurve 2 bei einem Normalen, Kurve 7 bei einem total Farbenblinden. (Nach ENGELKING.)

¹ HOFMANN: Zitiert auf S. 504.

² ENGELKING: Vergleichende Untersuchungen über die Pupillenreaktion usw. Klin. Mbl. Augenheilk. **69**, 177 (1922).

³ WÖLFFLIN, E.: Klin. Mbl. Augenheilk. **72**, 1 (1924).

⁴ WAARDENBURG, P. J.: Nederl. Tijdschr. Geneesk. **68**, Nr 10 (1924).

⁵ PETER, L.: Arch. Klaus-Stiftg Vererbgsforsch usw. **2**, 143 (1926).

⁶ LARSEN: Mikroskopische Präparate v. monochrom. Auge. Verh. Wiener ophthalm. Ges. 1921 **1922**, 101.

glieder waren kürzer als normal. Erwähnt sei schließlich noch, daß VOGT¹ bei der Ophthalmoskopie total farbenblinder Augen mit rotfreiem Licht das sonst hierbei deutlich zutage tretende gelbe Maculapigment vermißt hat.

2. Die angeborene Rotgrünblindheit.

Hinsichtlich der Untersuchung sei nochmals betont, daß Benennungen der Objekte seitens der Farbenblinden keinen Aufschluß über die Art ihrer farbigen Empfindungen geben können. Einblick in die Verhältnisse gewährt am sichersten die Methode der „Gleichungen“ zwischen zwei farbigen Feldern, die dem Farbenblinden nebeneinander, also simultan, geboten werden (Sukzessivvergleichen sind bisher kaum verwendet worden). Entweder werden die zwei Vergleichsfelder auf dunklem Grunde (z. B. beim Hineinblicken in ein Okularrohr) dargeboten, oder es wird die besonders von HERING eingeführte Methode des verschwindenden Fleckes angewendet, bei welcher ein kleines Feld einem großen Umfeld völlig gleichfarbig hergestellt wird. Für die Untersuchung extrafovealer Netzhautpartien ist das letztere Verfahren vorzuziehen.

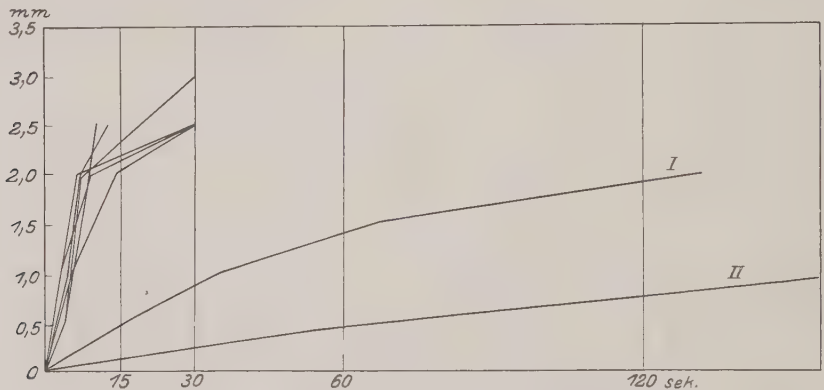


Abb. 179. Erweiterung der Pupille in Millimetern bei herabgesetzter Beleuchtung nach ausgiebiger Helladaptation bei verschiedenen Formen des Farbensinnes; I und II bei total Farbenblinden. (Nach ENGELKING.)

Die systematische Untersuchung mit Hilfe der *Mischungsgleichungen* (spektraler Lichter und Pigmentfarben) ergibt, daß ein passend abgestuftes Gemisch aus einem langwelligen Licht (Rot oder Gelb) und einem kurzwelligen Licht (z. B. Blau) die gleiche Empfindung hervorruft wie irgendein anderer Lichtreiz. Im Spektrum wird zwischen der ganzen Zahl der homogenen Lichter einerseits und einem Gemisch Rot-Blau andererseits völlige Gleichung erzielt, wenn nur das Mischungsverhältnis Rot-Blau richtig abgestuft und die Helligkeit der Felder ausgeglichen wird. Man bezeichnet daher ein derartiges reduziertes Farbensystem auch als *dichromatisches* (vgl. v. KRIES). Diese Eigenschaft teilt die Rotgrünblindheit auch mit der später zu besprechenden Blaugelbblindheit. Ihre Eigentümlichkeit besteht darin, daß ein bestimmtes *Grün*, im Spektrum der Wellenlänge 490—499 $\mu\mu$ entsprechend, einem gemischten Licht, das auch der Normale *farblos* sieht, völlig gleich erscheint und ebenso das dazu komplementäre, im Spektrum nicht enthaltene *Rot*. Da daraus geschlossen werden muß, daß die betreffenden Farbenblinden Rot und Grün farblos sehen, so können sie als rotgrünblind bezeichnet werden, und die beiden ihnen noch verbleibenden bunten Farbenempfindungen entsprechen mit größter Wahrscheinlichkeit ihrer Qualität nach dem Blau und Gelb der Normalen. Da auch das betreffende Rot und Grün nebeneinander vollkommen gleich erscheinen, kann man sie auch Rotgrünwechsler nennen.

¹ VOGT: Diskussion zu LARSEN.

a) Die beiden Formen der angeborenen Rotgrünblindheit.

Die Mischungsgleichungen lassen erkennen, daß in gewissem Umfange individuelle Unterschiede bei der Rotgrünblindheit vorkommen. Stellt man ein Rotblaugemisch neben ein homogenes Licht, z. B. Grün, so verlangt der eine etwas mehr Rot zur Gleichung als der andere¹. Es darf als wahrscheinlich angenommen werden, daß diese Differenzen rein physikalisch durch die verschiedene Gelbfärbung der Linse und vor allem der Macula lutea bedingt sind. Sie bewegen sich jedoch immer innerhalb geringer Grenzen.

Unabhängig hiervon wurde schon frühzeitig² festgestellt, daß die angeborenen Rotgrünblinden sich hinsichtlich der Sehweise in zwei große Gruppen sondern lassen, die beide sehr charakteristische Unterschiede aufweisen, während Farbenblinde jeder Gruppe untereinander eine auffällige Übereinstimmung zeigen.

Die charakteristischen Unterschiede zwischen den beiden Gruppen äußern sich am deutlichsten:

1. Bei der Lichtmischung, d. h. bei den Gleichungen zwischen einem Rotblaugemisch einerseits und der Reihe der homogenen Lichter des Spektrums andererseits. Nimmt man diese Untersuchung mittels der Gleichungen systematisch vor und bestimmt für jedes homogene Licht die Mengenanteile Rot und Blau, welche zur Gleichung notwendig sind, so ist die vorliegende Form der Rotgrünblindheit in gewissem Sinne zahlenmäßig festgelegt. Man bezeichnet das als *Eichung* des Systems.

Auf Tabelle 1 ist das Ergebnis dieser Eichungen aus den bekannten Untersuchungen von v. KRIES für zwei Beobachter wiedergegeben, von denen je einer der beiden Gruppen angehört (Abb. 180 u. 181). Aus ihnen läßt sich ohne weiteres folgendes ableiten: Bei beiden Formen sieht die langwellige Strecke des Spektrums bis zu etwa 544—536 $\mu\mu$ herab gleichfarbig aus, denn hier genügt das Rot allein, um mit den verschiedenen Spektrallichtern eine Gleichung zu erhalten, eine Blauzumischung ist dabei nicht erforderlich. Aber gerade innerhalb dieser Strecke zeigen sich durchgreifende Unterschiede zwischen beiden Gruppen: Das Rot erscheint der zweiten Gruppe sehr viel dunkler als der ersten; im Vergleich zu einem Gelb von 603 $\mu\mu$ hat ein Rot von 670 $\mu\mu$ ungefähr nahezu nur den vierten Teil des Reizwertes, wie sich aus der Tabelle leicht ausrechnen läßt. Als Ausdruck dieser schwachen Reizwerte roter Lichter sehen die Farbenblinden dieser zweiten Gruppe das *Spektrum* am roten Ende merklich verkürzt.

Tabelle 1.

Wellenlänge des Lichtes $\mu\mu$	Deuteranop		Protanop	
	Rotwerte	Blauwerte	Rotwerte	Blauwerte
670	33	—	5,3	—
656	48	—	9,1	—
642	79	—	19	—
628	107	—	38	—
615	147	—	63	—
603	150	—	90	—
591	137	—	109	—
581	124	—	111	—
571	103	—	120	—
561	82	—	108	—
552	64	—	92	—
544	52	—	78	—
536	41	6,3	65	—
525	26	12	38,3	11
505	15	28	20,6	34
505	7,7	36	9,8	35
496	3,7	48	4,8	47
488	1,6	62	2,2	57
480	0,9	67	0,9	66
469	0,3	70	0,3	67
460	—	67	—	54

Eichung je eines Deuteranopen (Grünblinden) und Protanopen (Rotblinden) mit Hilfe eines Gemisches aus einem langwelligen und einem kurzwelligen Licht für das Dispersionsspektrum des Gaslichtes. (Nach v. KRIES: Nagels Handb. d. Physiol. 3, 153).

¹ Zahlenbeispiel s. bei v. KRIES in Nagels Handb. d. Physiol. 3, 157 (1912).

² SEEBECK: Poggendorfs Ann. 42 (1837).

Die hellste Stelle im Spektrum liegt bei der ersten Gruppe im Rotgelb (etwa bei $600 \mu\mu$), bei der zweiten Gruppe im reinen Gelb (bei etwa $571 \mu\mu$). Auch diese Erscheinung läßt sich aus den „Rotwerten“ der Tabelle ohne weiteres ablesen.

Man hat diese Form daher als *Rotblindheit* bezeichnet und die andere ohne Verkürzung des Spektrums unter dem Gesichtspunkte der HELMHOLTZschen Theorie (s. später) als *Grünblindheit*. Hierdurch sind häufig Irrtümer über die Sehweise der beiden Gruppen entstanden, indem angenommen wurde, die einen hätten nur die Rotempfindung, die anderen nur die Grünempfindung eingebüßt. Das ist natürlich völlig falsch; vielmehr sind beide rotgrünblind bzw. Rotgrünverwechsler (s. oben). v. KRIES hat daher für die Rotblinden die Bezeichnung

Protanopen, für die Grünblinden *Deutanopen* vorgeschlagen. Auch diese Ausdrucksweise gründet sich im Prinzip auf die HELMHOLTZsche Farbensinntheorie. Eine kurze befriedigende und charakteristische Bezeichnung für die Sehweise ohne Verknüpfung mit einer Theorie besitzen wir nicht.

Der in der Eichung zum Ausdruck kommende charakteristische Unterschied zwischen den „Rotblinden“ und den „Grünblinden“, wie sie im folgenden der Kürze halber weiter genannt werden sollen, ist bei den unzähligen Untersuchungen Rotgrünblinder bis heute immer aufs neue bestätigt worden. Er besteht in aller Schärfe, und zwischen den beiden Formen gibt es keine Übergänge¹. Auch zwischen der Rotblindheit und der totalen Farbenblind-

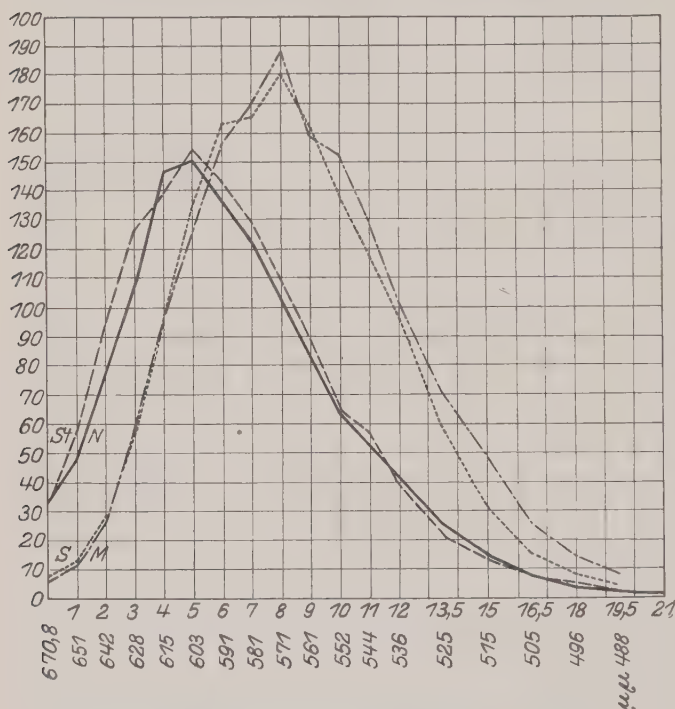


Abb. 180. Verteilung der Rot-(W)-Werte im Dispersionsspektrum des Gaslichtes für zwei Protanope (S und M - · - · -) und für zwei Deutanope (N ——— und St — — —). (Nach v. KRIES, aus Nagels Handb. d. Physiologie.)

heit existieren keine Übergänge (SAMOJLOFF). Wir werden sehen, daß sich die scharfe Trennung in zwei Gruppen auch bei den übrigen Anomalien der Rotgrünempfindung, soweit sie als Vorstufen der Farbenblindheit aufgefaßt werden können, wiederfindet. Für die theoretische Auffassung der Farbenblindheit in ihrem Verhältnis zum normalen Farbensehen ist dieser durchgreifende Unterschied von der größten Bedeutung. Daß er nicht etwa physikalisch durch verschiedene Pigmentierung der Macula lutea zu erklären ist (wie HERING ursprünglich annahm), geht schon daraus hervor, daß er sich in gleicher Schärfe auch in der Peripherie des Gesichtsfeldes nachweisen läßt (v. KRIES²).

¹ Nur ein von GUTTMANN (Z. Sinnesphysiol. 41) beobachteter Fall (s. unten) mit einer sehr weitgehenden Herabsetzung der Blaugelbempfindung läßt den Unterschied nicht mehr erkennen. Weitere Ausnahmen mit genauer Analyse des Farbensehens sind mir nicht bekannt.

² Vgl. Nagels Handb. der Physiol. 3.

2. Die Lage des *neutralen Punktes* im Spektrum, d. h. derjenigen Stelle, welche mit einem für den Normalen farblosen Licht völlige Gleichung erzielt, liegt bei beiden Formen an verschiedener Stelle: für den „Rotblinden“ liegt sie etwas weiter nach dem Blau hin als für den „Grünblinden“ (bei ca. $490 \mu\mu$ gegenüber ca. $499 \mu\mu$): da jedoch die individuellen Unterschiede der Gelbfärbung der Macula und Linse etwas verschiedene Werte ergeben und der Unterschied ohnehin nicht bedeutend ist, fällt hierbei die scharfe Differenz zwischen den beiden Gruppen nicht so in die Augen.

3. Die neueren Untersuchungen von HESS¹ haben schließlich gezeigt, daß bei beiden Formen die *Blaugelbempfindung* in verschiedenem Grade mitbeteiligt ist. Während die „Grünblinden“ hinsichtlich des Grades ihrer Blaugelbempfindung den Normalen nicht unterlegen, teilweise sogar überlegen sind, weisen die „Rotblinden“ eine mehr oder weniger starke Herabsetzung der Blaugelbempfindung auf. Im Einklang damit stehen auch die Befunde von v. LIEBERMANN und MARX² und die Angabe von MARX und FLEERINGE, daß Rotblinde Sättigungsunterschiede nicht so gut sehen wie Grünblinde. In welchem Umfange dieser sehr bemerkenswerte Unterschied zwischen den beiden Formen der Rotgrünblindheit regelmäßig vorhanden ist, müssen weitere Untersuchungen noch ergeben. Es ist sogar ein Fall von Rotgrünblindheit bekannt³, bei welchem die Blaugelbempfindung so schwach war, daß der Betreffende in dieser Hinsicht nahezu total farbenblind war, freilich ohne die charakteristische Helligkeitsverteilung der total Farbenblinden im Spektrum aufzuweisen.

Ob nicht auch bei der Grünblindheit gelegentlich doch ebenfalls Herabsetzungen der Blaugelbempfindung vorkommen, muß noch dahingestellt bleiben. Ein Fall von GUTTMANN⁴ gehört vielleicht als Ausnahme hierher.

Es lag nahe, die hier aufgeführten Unterschiede in der Schweise beider Gruppen mit der *Dunkeladaptation* in Beziehung zu bringen. Wie beim Normalen mit zunehmender Dunkeladaptation die langwelligen (roten) Lichter an Reizwert einbüßen, die kurzwelligen statt dessen gewinnen und sich damit die bekannte Verschiebung des Helligkeitsmaximums im Spektrum vom Gelb nach dem Grün hin einstellt, ist dies auch bei den Rotgrünblinden der Fall (z. B. v. KRIES und

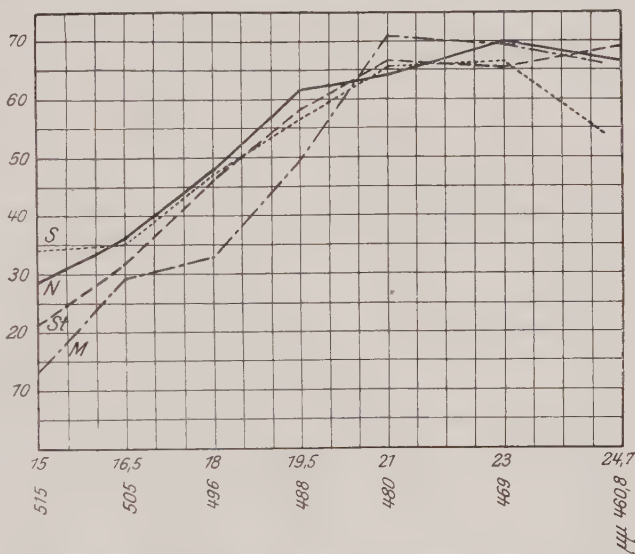


Abb. 181. Verteilung der Blau-(K-)Werte im Dispersionsspektrum des Gaslichtes für zwei Protanope (*S* und *M* ······) und für zwei Deuteranope (*N* ——— und *St* ———). (Nach v. KRIES.)

¹ HESS: Die Rotgrünblindheiten. Pflügers Arch. **185**, 147 (1920).

² v. LIEBERMANN u. MARX, Z. Sinnesphysiol. **45** (1911).

³ KÖNIG: Eine bisher noch nicht beobachtete Form usw. Z. Psychol. **7**, 161 (1898).

⁴ GUTTMANN: Ein Fall von Rotgrünblindheit. Z. Sinnesphysiol. **40**, 45.

NAGEL¹). Mit zunehmender Dunkelanpassung wandert auch hier das Helligkeitsmaximum ebenfalls mehr und mehr nach dem kurzwelligen Ende, und die langwelligen Lichter büßen an Reizwert ein. Da gleichzeitig auch die Blaugelbempfindung allmählich abnimmt, bis schließlich bei vollkommener Dunkelanpassung das Sehen dem des Totalfarbenblinden entspricht, kann man die Sehweise des Grünblinden dadurch scheinbar in die des „Rotblinden“ überführen, daß man das Sehorgan in einen Zustand mittlerer Dunkelanpassung versetzt, und bei vollkommenem Dämmerungssehen entspricht die Sehweise schließlich der angeborenen totalen Farbenblindheit (HESS²).

Es wäre irrig, die Differenzen zwischen der Rot- und Grünblindheit nun durch entsprechende Unterschiede in der Adaptationsfähigkeit erklären zu wollen (TSCHERMAK). Schon der Verlauf der Dunkeladaptation zeigt bei beiden Formen keineswegs charakteristische Unterschiede, die den Umfang der normalen Grenzen übersteigen. Das Fehlen fortlaufender Übergänge zwischen Grünblindheit und Rotblindheit einerseits und zwischen Rotblindheit und totaler Farbenblindheit andererseits (vgl. besonders SAMOJLOFF³), die sich auch an der Helligkeitsverteilung im Spektrum, nicht nur hinsichtlich der Blaugelbempfindung bemerkbar machen müßten, spricht überhaupt dagegen, die drei Formen ohne weiteres einfach als verschiedene Gradstufen aufzufassen.

b) Verhalten der Rotgrünblinden im täglichen Leben.

Da die Rotgrünblinden die Farben Rot, Orange, Gelb, Gelbgrün sämtlich gleich Gelb sehen, sollte man annehmen, daß im Leben ständig Irrtümer und Falschurteile vorkommen müßten. Erfahrungsgemäß ist dies nicht der Fall. Viele Farbenblinde kennen nicht einmal ihre Fehler, und rotgrünblinde Lokomotivführer haben sogar schon jahrzehntelang Schnellzüge gefahren, ohne sich im Urteil der Signalfarben zu irren. Der Grund hierfür ist in erster Linie darin zu suchen, daß die Rotgrünblinden gelernt haben, ihr Urteil über die Farbe auf einer Reihe von Nebenumständen aufzubauen. Hierher gehören vor allem die feinen Unterschiede in der Sättigung der für sie allein vorhandenen Farben, vor allem des Gelb, die sie mit großem Geschick ausnutzen, während der Normale für gewöhnlich wenig darauf achtet. Dazu kommen bei vielen Gegenständen die Anhaltspunkte, welche die Form der Gegenstände (Blätter usw.) bieten. Bei großen Objekten kommt auch in Betracht, daß sich zuweilen hier noch ein Rest der Rotgrünempfindung bemerkbar machen kann, d. h. derartige Farbenblinde erweisen sich bei Betrachtung großer Flächen eben nicht als vollkommen rotgrünblind (z. B. Selbstbeobachtung NAGELS). Oft werden Farben, die bei heller Beleuchtung verwechselt werden, in der Dämmerung deutlich unterschieden und richtig beurteilt, die Folge des unter dem Einfluß der Dunkeladaptation veränderten Reizwertes der Lichter (PURKINJESCHES Phänomen). Die „Rotblinden“ erkennen — was zunächst paradox erscheinen mag — rote Farben im allgemeinen sicherer als die Grünblinden; denn bei jenen unterscheiden sie sich von der Umgebung immer durch ihre dunkle Tönung (geringer Reizwert roter Lichter). Im einzelnen ergeben sich hinsichtlich der Sicherheit der Farbenbeurteilung ziemlich beträchtliche graduelle Unterschiede, die wohl in der Hauptsache von dem verschiedenen Grade der Blaugelbempfindung (s. d.) abhängig sind.

3. Die übrigen angeborenen Anomalien der Rotgrünempfindung (Rotgrünschwäche, anomale Trichromasie).

Daß es Fälle von „unvollkommener Rotgrünblindheit“ gibt, ist schon seit langem bekannt. Die Untersuchung mit den üblichen Methoden der Farbensinn-

¹ v. KRIES u. NAGEL: Über den Einfluß von Lichtstärke und Adaptation usw. Z. Psychol. **12**, 1.

² HESS: Pflügers Arch. **185**, 147.

³ SAMOJLOFF, A. J.: Klin. Mbl. Augenheilk. **76**, 214.

prüfung, wie sie in der Praxis des Bahnarztes verwendet wurden, ließen weiterhin erkennen, daß hier alle Grade von normalem Verhalten bis zur Farbenblindheit in fortlaufenden Übergängen vorkommen¹. RAYLEIGH² hatte 1881 bereits gefunden, daß bei diesen Anomalien der Rotgrünempfindung charakteristische Abweichungen gegenüber farbigen *Mischungsgleichungen* vorkommen: Wenn man einem Normalen ein Gemisch aus spektralem Rot und Hellgrün neben einem Gelb (z. B. Natriumgelb) zeigt, so erscheinen beide Felder bekanntlich nur dann gleichfarbig, wenn das Mischungsverhältnis Rot-Grün ein ganz bestimmtes ist. Dieses normale Rotgrünmischungsverhältnis ist dabei ein relativ konstantes, wenn man von geringen Abweichungen absieht, die in der Hauptsache rein physikalisch durch die verschieden starke Gelbfärbung der brechenden Medien (Linse und vor allem Macula lutea) bedingt sind³.

Gegenüber dieser Rayleigh-Gleichung verhält sich die Mehrzahl der Anomalen prinzipiell anders. Eine große Anzahl nimmt wie der Normale die Gleichung auch nur bei einem bestimmten Mischungsverhältnis Rot-Grün an. Aber das vom Normalen verlangte erscheint ihnen entweder zu rot, so daß sie erheblich mehr Grün hinzufügen müssen (relativ Rotsichtige), oder es erscheint ihnen zu grün, so daß sie mehr Rot fordern, um beide Felder gleich zu sehen (relativ Grünsichtige). Wir wollen diese Erscheinung mit HESS kurz als Rotgrünungleichheit bezeichnen. In beiden Fällen ist nach meinen Beobachtungen dieses Mischungsverhältnis wiederum ein relativ konstantes. Es kommen zwar Schwankungen innerhalb gewisser Grenzen vor, doch nicht in größerem Umfange, als sie auch hier durch die genannten rein physikalischen Faktoren bedingt sein könnten. Am NAGELschen Anomaloskop beträgt bei Gasglühlichtbeleuchtung das zur Gleichung erforderliche Mischungsverhältnis Rot-Grün nach meinen Beobachtungen durchschnittlich bei den Normalen 4,6, für die beiden Gruppen der Anomalen dagegen 1,3 bzw. 17,2. Zwischen allen dreien sind fortlaufende Übergänge nicht bekannt⁴. Vergleicht man diese Zahlen mit den Eichwerten, wie sie bei den Protanopen und Deutanopen gefunden werden (s. Tabelle 1), so sieht man sofort, daß das Mischungsverhältnis Rot-Grün bei den relativ Rotsichtigen mit dem Verhältnis der Reizwerte Rot-Grün der Deutanopen übereinstimmt, und die gleiche Übereinstimmung findet sich zwischen den relativ Grünsichtigen und den Protanopen.

Diese Übereinstimmung geht noch weiter. Aus den Helligkeitswerten, welche bei den relativ Grünsichtigen das Rotgrüngemisch hat, läßt sich entnehmen, daß hier die langwelligen Lichter den gleichen geringen Reizwert haben wie bei den Protanopen. Aus den HESSschen Befunden am Pupillooskop⁵ entnehme ich, daß auch die pupillomotorischen Werte der Lichter hiermit im Einklang stehen. Endlich hat HESS⁵ nachgewiesen, daß bei den relativ grünsichtigen Anomalen die gleiche Herabsetzung der Blaugelbempfindung besteht, die er bei den Protanopen fand. Daraus geht hervor, daß die relativ rotsichtigen Anomalen den Deutanopen, die relativ grünsichtigen den Protanopen zugeordnet sind und

¹ E. Neuerdings hat ENGELKING bestritten, daß wirkliche Übergangsformen zwischen anomaler Trichromasie und normalem Farbensinn nachgewiesen sind (Ber. d. dtsh. ophth. Ges. Heidelberg 1927, 154). Durch Untersuchung mit den für die Praxis bestimmten Methoden seien diese Fragen nicht zu lösen.

² RAYLEIGH: Nature 25, 64 (1881).

³ V. FREY u. V. KRIES: Arch. Anat. u. Physiol. 1881, 336.

⁴ Die gleichen Unterschiede zwischen den Normalen und den beiden Gruppen der Anomalen lassen sich auch an Mischungsgleichungen mit Pigmentfarben und farbigen Filtern nachweisen. HESS (Graefes Arch. 105 — Arch. Augenheilk. 21) hat hierfür eine Reihe von Versuchsanordnungen angegeben.

⁵ V. HESS: Farbenlehre. Erg. Physiol. 20 (1922).

gleichsam eine Vorstufe der entsprechenden Form der Farbenblindheit bilden. Aus diesem Grunde können auch die ersteren als *Grünanomalie* oder *Deutanomalie*, die letzteren als *Rotanomalie* oder *Protanomalie* (v. KRIES und NAGEL) bezeichnet werden. Beide werden seit KÖNIG als anomale Trichromaten zusammengefaßt.

Setzt man nun bei den Deutanomalen die Lichtstärke des Rot in der Mischung in demselben Verhältnis herab wie es den geringen Reizwerten der Protanopen gegenüber denen der Deutanopen entspricht, so kann man auf diese Weise die Gleichung des Deutanomalen in die des Protanomalen verwandeln (und umgekehrt). Mit anderen Worten: zieht man die geringen Helligkeitswerte der Protanomalen bei der Rayleighgleichung in Rechnung, so ist das Rotgrünmischungsverhältnis beider Formen im wesentlichen das gleiche¹. Ich möchte das kurz als Konstanz des *Rotgrünmischungsverhältnisses* der Anomalen (Konstanz der Rotgrünungleichheit) bezeichnen. Diese Tatsache scheint mir für die Theorie der Farbensinnstörungen von großer Bedeutung zu sein. In vielen Fällen tritt diese Konstanz nur deswegen nicht in Erscheinung, weil die Gleichung infolge stärkerer Herabsetzung der Rotgrünempfindung nicht mehr ausschließlich bei einem bestimmten Mischungsverhältnis angenommen wird.

E. ENGELKING² hat bei solchen Anomalen, die also am Anomaloskop Gleichungen unter Benutzung verschiedener Mischungsverhältnisse von Lithium und Thalliumlicht einstellen konnten, Eichungen des Spektrums für den langwelligen Teil desselben vorgenommen. Es entstanden dann, je nach dem Farbensinn der betreffenden Person, mehr oder weniger breite Kurvenbänder. Ein Vergleich derselben führt zu dem Schluß, daß die Kurven sowohl der Rot- wie der Grünwerte der verschiedenen Deutanomalen sich ziemlich genau decken, von der Kurve des normalen Trichromaten aber in typischer Weise abweichen. ENGELKING hält deshalb z. B. die Grünanomalien für eine ziemlich gut umrissene typische Gruppe, innerhalb deren der schwache Farbensinn etwas Sekundäres sei.

Die hochgradig Anomalen unterscheiden sich nach ENGELKING von jenen mit scharfer Einstellung durch die geringere Ordinatenhöhe der Kurven, nicht durch die Art ihrer Störung. Übergangsformen von der Deutanomalie zum normalen Farbensinn, wie sie von anderen Seiten beschrieben worden sind, hält er für unerwiesen und unwahrscheinlich, während Übergänge zum dichromatischen Zustande angenommen werden. Eine weitere theoretische Auswertung dieser Befunde durch RÖNNE³ ergibt, daß sie, wenigstens von den Grundgedanken des YOUNG-HELMHOLTZschen Vorstellungskreises aus, das Verständnis der mannigfaltigen Formen, wie wir sie tatsächlich beobachten, erleichtern.

Untersucht man bei Anomalen verschiedener Einstellungsbreite das Unterscheidungsvermögen für Farben, oder versucht man die Schwellen für die Rot- und Grünempfindung zu bestimmen, so ergibt sich hier im Gegensatz zu der eben erwähnten Konstanz der Rotgrünungleichheit bei der Rayleighgleichung und offenbar bis zu einem gewissen Grade unabhängig von ihr ein sehr wechselndes Verhalten.

Um den Grad der Farbenempfindung mit Hilfe von Schwellenwerten zahlenmäßig zu bestimmen, genügt es nicht, am Farbenkreisel oder an ähnlichen Versuchsanordnungen einem Grau so lange Rot oder Grün zuzusetzen, bis gegenüber einem rein grauen Versuchsfelde die erste Rot- bzw. Grünwahrnehmung erfolgt. Bei der Empfindlichkeit der Anomalen kann hierbei schon eine geringe Gelblichkeit oder Bläulichkeit der Farbe, wie sie unter dem Einflusse wechselnder Beleuchtung unvermeidlich ist, genügen, damit das bunte Feld gegenüber dem

¹ v. HESS: Graefes Arch. **105** (1921) — Arch. Augenheilk. **91** (1923).

² ENGELKING: Klin. Mbl. Augenheilk. **78**, 209 — Ber. d. 46. Zus. d. dtsh. Ophthal. Ges. Heidelberg **1927**, 154.

³ RÖNNE, H.: Klin. Mbl. Augenheilk. **80**, 47.

grauen als „farbig“ erkannt und unter Umständen für Grün bzw. Rot gehalten wird, auch wenn in Wirklichkeit noch keine Grün- oder Rotempfindung vorhanden ist. Urteil und Empfindung decken sich hierbei keineswegs. Bei allen Schwellungsbestimmungen ist der Farbenton des Rot oder Grün jedesmal so herzustellen, daß er weder gelblich noch bläulich erscheint. HESS hat derartige Untersuchungen nach der Methode des verschwindenden Fleckes für das periphere Sehen vorgenommen. Allerdings muß beim extrafovealen Sehen der bekannte große Einfluß der lokalen Adaptation berücksichtigt werden.

In der Mehrzahl der Fälle ist die Rotgrünempfindung gegenüber dem Normalen herabgesetzt (Beobachtungen vor allem von NAGEL¹, GUTTMANN², ENGELKING³ u. a.). Der Beweis konnte auch gelegentlich bei einseitiger Farbenschwäche durch Vergleich der Sehweise beider Augen erbracht werden (z. B. v. KRIES⁴, sowie HEGNER⁵). An der Rayleighgleichung zeigt sich eine stärkere Herabsetzung oft schon daran, daß nicht bei einem bestimmten Rotgrünmischungsverhältnis allein eine Gleichung angenommen wird, sondern daß man die Mischung innerhalb einer gewissen „Breite“ verändern kann, ohne daß die Gleichung gestört wird. Man kann auf diese Weise aus verschiedenen Graden der Anomalie vollständige Stufenleitern aller Übergänge bis zur Rotgrünblindheit herstellen (KOELLNER⁶) und dadurch unschwer nachweisen, daß die *Protanomalien in die Protanopen, die Deutanomalien in die Deutanopen ohne scharfe Grenze übergehen*.

E. Diese Prüfungen am Anomaloskop zeigen die Unterschiedsempfindlichkeit für den Farbenton des Natriumgelb an. Wie sich die Unterschiedsempfindlichkeit im Spektrum sonst bei den verschiedenen Formen der anomalen Trichromasie verhält, kann daraus nicht entnommen werden, zumal nach den Untersuchungen von ENGELKING⁷ die Höhe der spezifischen Schwellen, ermittelt z. B. am Farbenkreisel, einen Schluß auf die „Einstellungsbreite“ am Anomaloskop nicht zuläßt.

ENGELKING⁸ hat deshalb am großen Farbenmischapparat von HELMHOLTZ die Verteilung der Unterschiedsempfindlichkeit für Farbtöne an sieben verschiedenen Stellen des Spektrums bei den verschiedenen Formen der anomalen Trichromasie untersucht. Bei 19 Deutanomalien, die nach der Einstellungsbreite am Anomaloskop in drei Stufen eingeteilt wurden, fanden sich folgende Werte:

Stufe	Einstellungsbreite am Anomaloskop (Teilstreiche)	Farbenmischapparat ($\mu\mu$)						
		670	610	575	535	495	470	420
I	1—5	48	2,5	1,5	6,0	1,1	8,8	42
II	6—25	51	10,6	19,3	23,1	3,2	14,3	49
III	> 25	64	34,8	55,8	48,4	5,8	27,4	54

Die unter den Versuchslichtern des Farbenmischapparates vermerkten Zahlen geben die Wellenlängendifferenzen in $\mu\mu$ an, innerhalb deren noch eine Gleichung mit dem Vergleichslicht erzielbar war.

Um die Verteilung der Unterschiedsempfindlichkeit für Farbtöne über das Spektrum hin noch anschaulicher zu machen, seien hier noch zwei Abbildungen wiedergegeben, die die Größe des Spektralbereiches anzeigen, innerhalb dessen

¹ NAGEL: Berl. Ophthal. Ges **1903**, 19. Nov. — Engelmanns Arch. f. Physiol. **1904**, 560 — Klin. Mbl. Augenheilk. **42** — Ärztl. Sachverst.ztg **1904** — Z. Sinnesphysiol. **41**, 239 usw.

² GUTTMANN: Z. Sinnesphysiol. **42** (1907); **43** (1908).

³ ENGELKING: Klin. Mbl. Augenheilk. **74**, 68.

⁴ v. KRIES: Z. Sinnesphysiol. **50** (1919).

⁵ HEGNER: Z. Sinnesphysiol. **49**, 18 (1916).

⁶ KOELLNER: Arch. Augenheilk. **84** (1919).

⁷ ENGELKING: Klin. Mbl. Augenheilk. **74**, 68.

⁸ ENGELKING: Klin. Mbl. Augenheilk. **77**, Beil.-H. 61.

eine Gleichung mit dem Versuchslicht möglich war. Die erste (Abb. 182) zeigt das Verhalten von vier Deuteranomalien verschiedener Einstellungsbreite am Anomaloskop, die zweite (Abb. 183) das etwas abweichende von drei Protanomalien.

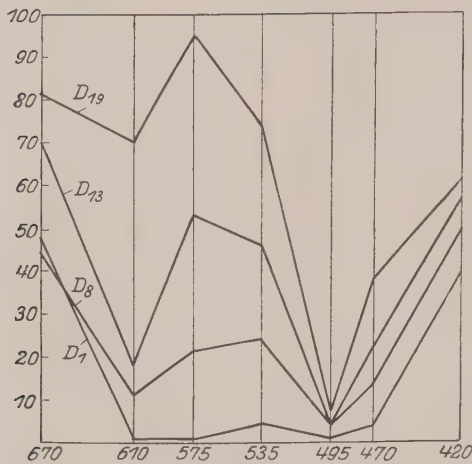


Abb. 182. Verteilung der Unterschiedsempfindlichkeit für Farbtöne im Spektrum bei vier Deuteranomalien verschiedenen Grades. Dargestellt ist die Größe des Spektralbereiches (in $\mu\mu$), innerhalb dessen noch eine Gleichung mit dem Versuchslicht möglich war. Einknickung der Kurven entsprechend den Wellenlängen 495 und 610 $\mu\mu$. (Nach ENGELKING.)

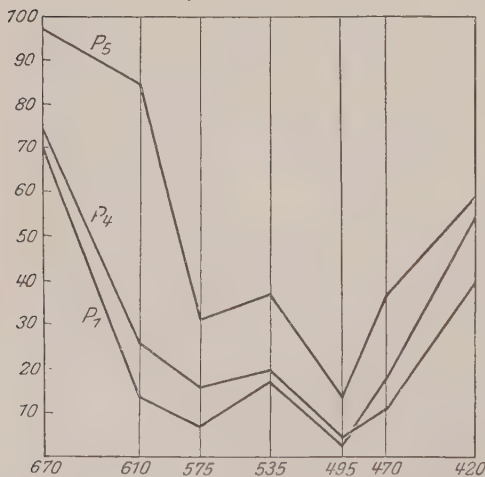


Abb. 183. Verteilung der Unterschiedsempfindlichkeit für Farbtöne im Spektrum bei drei Protanomalien verschiedenen Grades. Dargestellt ist die Größe des Spektralbereiches (in $\mu\mu$), innerhalb dessen noch eine Gleichung mit dem Versuchslicht möglich war. Einknickung der Kurven entsprechend den Wellenlängen 495 und 575 $\mu\mu$. (Nach ENGELKING.)

Übrigens verhalten sich nicht alle Anomalien ein und derselben Gruppe genau gleich, vielmehr finden sich, wie die Versuche von ROSENKRANTZ¹ an sich selbst (extrem protanomal) und einem Protanomalien mit scharfer Einstellung, sowie die von ENGELKING zeigen, geringe Unterschiede in der Verteilung über das Spektrum hin.

Auf den Umfang, innerhalb dessen bei Prüfung der Unterschiedsempfindlichkeit Gleichungen angenommen werden, hat die Dauer der Beobachtung des Feldes einen großen Einfluß. Es gibt Anomale, welche im ersten Augenblick nur bei einem bestimmten Rotgrünmischungsverhältnis die Gleichung anerkennen, aber, wenn sie die Vergleichsfelder nur wenige Sekunden fixieren, sogar zwischen reinem Rot bzw. reinem Grün einerseits und Gelb andererseits Gleichungen annehmen. In geringem Umfange kommen auch Schwankungen bei verschiedenen Tageszeiten vor (WÖLFFLIN²).

In ähnlicher Weise wie KOELLNER die U. E. am Anomaloskop, hat HESS³ den Grad der Herabsetzung der Rotgrünempfindung am Farbenkreisel bestimmt, indem er eine vom Zentrum nach der Peripherie der Kreisscheibe hin kontinuierlich sich ändernde Rotgrünmischung herstellt und nun die Breite bestimmt, innerhalb der eine Gleichung angenommen wird.

Neuerdings hat HESS gezeigt, daß nicht selten dabei auch eine Überempfindlichkeit für Rot vorkommt, und die Untersuchungen WÖLFFLINS² bieten weitere Belege dafür.

Auf Anregung von v. HESS berichtet GESCHER⁴ über eine in diesem Zusammenhang zu erwähnende Selbst-

beobachtung, bei der er, der selbst protanomal „Farbenschwacher“ ist, eine Unterwertigkeit für Rot, verbunden mit einer Überwertigkeit für Grün, fand.

¹ ROSENKRANTZ, C.: Z. Sinnesphysiol. **58**, 5. ² WÖLFFLIN: Z. Sinnesphysiol. **54** (1922).

³ HESS: Graefes Arch. **105** — Arch. Augenheilk. **91**.

⁴ GESCHER, J.: Arch. Augenheilk. **96**, 72.

Nach GUTTMANN¹ Versuchen ist der ermüdbare Teil des Farbensinnes in der Netzhaut zu suchen, wie ja auch das Vorkommen einseitiger Farbenschwäche (s. S. 513, 515, 521) beweist, daß es sich dabei primär um eine Störung innerhalb der Netzhaut handelt.

Erschöpft sind die Anomalien mit den bisher besprochenen Formen keineswegs. Auch unter denen, welche sich gegenüber der Rayleighgleichung hinsichtlich des Rotgrünmischungsverhältnisses normal verhalten, finden wir Individuen, welche hinsichtlich des Grades ihrer Rotgrünempfindung den normalen Durchschnitt übersteigen, sowie solche, welche eine starke Herabsetzung aufweisen. Auch der obengenannte Einfluß der Fixationsdauer bzw. der Lokaladaption wird hierbei zuweilen in weitgehendem Maße beobachtet, merkwürdigerweise bei der Rayleighgleichung oft nur für Rotzumischung oder nur für Grünzumischung allein (KOELLNER²). Nur habe ich hier niemals so hohe Grade von Rotgrünsinnstörung gesehen, daß man von fortlaufenden Übergängen zur Rotgrünblindheit sprechen könnte.

Aus dem hier Angeführten geht hervor, daß offenbar die *Rotgrünungleichheit*, durch welche die anomalen Trichromaten charakterisiert sind, mit dem Grade der Rotgrünempfindung nichts zu tun hat. „Anomale Trichromasie“ und „Rotgrünschwäche“ decken sich nicht: es kommt bei ersterer sogar Überempfindlichkeit, wenigstens für eine Farbe, vor, und umgekehrt kann trotz Fehlens von Rotgrünungleichheit eine Herabsetzung der Rotgrünempfindung vorkommen. Die anomale Trichromasie zeichnet sich durch eine „Konstanz“ der Rotgrünungleichheit (s. oben) aus und ist vom normalen Verhalten scharf abgegrenzt, der Grad der Rotgrünempfindung dagegen kann ein sehr wechselnder sein und alle Stufen von der Farbenblindheit bis zum normalen Durchschnitt aufweisen, ja sogar letzteren übersteigen. Was das *Farbensehen* der Anomalen anlangt, so kann man im allgemeinen sagen, daß sie, sofern ihre Rotgrünempfindung gegenüber der normalen herabgesetzt ist, unter günstigen Beobachtungsbedingungen praktisch noch nahezu so sehen wie der Normale, unter ungünstigen dagegen können sie unter Umständen sich dem Verhalten der Rotgrünblinden sehr nähern oder auch ihnen gleichen. Da in diesem Falle die Schwellen für die Rotgrünempfindung höher liegen als beim Normalen, müssen eben die roten und grünen Objekte größer, gesättigter oder heller sein, damit sie vom Anomalen erkannt werden; auch ist eine längere Beobachtungszeit notwendig. GUTTMANN³ hat hierüber besonders eingehende Untersuchungen angestellt und fernerhin festgestellt, daß sich diese Unterlegenheit der Anomalen besonders auch an den *Nachbildern* der Farbe zeigt⁴.

Die binokularen Vergleichen bei einseitiger Farbenschwäche (Deuteranomalie im Falle v. KRIES, Protanomalie im Falle HEGNER) haben ergeben, daß wie beim Farbenblinden ein Grün von etwa 491μ Wellenlänge unter entsprechenden Beobachtungsbedingungen farblos erscheinen kann. Im übrigen unterscheiden sich in dem Falle v. KRIES dabei die beiden Augen in folgender Weise (s. untenstehende Tabelle S. 516).

Diese Tabelle bietet den besten Anhaltspunkt für die Sehweise eines typisch Deuteranomalen und ist auch zugleich von Wichtigkeit für die Frage, wie der Rotgrünblinde die Farbe sieht. Sie beweist vor allem, daß in der Tat die Gelb- und Blauempfindung am besten erhalten ist und der Farbenton, wenn auch nicht immer hinsichtlich der Sättigung, dem reinen Gelb und dem reinen Blau

¹ GUTTMANN: Z. Sinnesphysiol. **42** u. **43**.

² KOELLNER: Ophthalm. Ges. Heidelberg 1911.

³ GUTTMANN: Z. Sinnesphysiol. **42** u. **43**.

⁴ GUTTMANN: Z. Physiol. **57** (1910) — Z. Sinnesphysiol. **51** (1920).

Tabelle 1. (Nach v. KRIES.)

Wellenlänge	Aussehen für das linke (normale) Auge	Aussehen für das rechte (deutanomale) Auge
687	rot	beträchtlich gelber
608	hellrot	gelb (Spur rot)
591	rötliche Beimischung	rein gelb
573	leicht grüngelb	rein gelb (kein Unterschied)
559	grasgrün	fast reines Gelb
535	grün	fast reines Gelb mit leichten Schimmern
515	grün	grünlichgelb (Unterschied sehr groß)
505	grün	schwach hellgrün
496	grün	fast farblos (Unterschied ungenau)
488	blaugrün	farblos
480	grünblau	graublau
464	blau	vielleicht etwas weniger blau
460	violett	blau

des Normalen entspricht. Erwähnt sei hier, daß EDRIDGE GREEN die verschiedenen Grade der Rotgrünempfindung, wie sie zur Farbenblindheit überleiten, in sieben Stufen einteilen will, die er Monochromaten bis Heptochromaten bezeichnet, je nach den Farben, die sie zu unterscheiden vermögen.

Eine besonders auffällige und für die Anomalen geradezu charakteristische Erscheinung ist der sog. *gesteigerte Simultankontrast*, auf den vor allem NAGEL aufmerksam gemacht hat. Er ist fast immer nachweisbar, wenn die Rotgrünempfindung nicht bereits zu stark herabgesetzt ist und äußert sich so, daß neben Rot oder Grün vor allem gelbe und weiße Objekte deutlich in der Kontrastfarbe erscheinen, und zwar unter Beobachtungsbedingungen, unter denen der Normale noch keinerlei Simultankontrast wahrnimmt (z. B. ein gelbes Licht neben einem roten, beide durch dunklen Zwischenraum getrennt). Am Farbenkreisel findet man, daß ein erheblich kleinerer Sektor der kontrasterregenden Farbe bereits zum Simultankontrast führt als beim Normalen (GUTTMANN¹). Ja, oft erkennen die Anomalen Rot oder Grün erst mit Hilfe dieses Kontrastes, d. h. erst dann, wenn ein gegenfarbiges Objekt sich daneben befindet.

Die Ursache des sog. gesteigerten Kontrastes ist noch nicht vollkommen erklärt. Ich² habe geglaubt, die Erscheinung darauf zurückzuführen zu dürfen, daß die Herabsetzung der Rotgrünempfindung bei den Anomalen auf einer mangelhaften Differenzierung der peripheren Vorgänge in der Netzhaut beruht, während sich die Wechselwirkung der Schiefeldstellen, welche den hier in Frage kommenden Kontrastercheinungen zugrunde liegt, zentral ungestört abspielt. Dadurch kann auch eine herabgesetzte Rotempfindung durch Kontrast eine deutliche Grünempfindung erzeugen, wie sie sonst nur von sattgefärbten grünen Objekten ausgelöst wird. Das wird dadurch begünstigt, daß Rot- und Grünempfindung nicht in demselben Grade herabgesetzt sind (Rotgrünungleichheit, s. oben). Übrigens könnte auch rein physikalisch die Entstehung des Simultankontrastes dadurch erleichtert werden, daß beim Anomalen das diffuse Zerstreuungslicht im Auge, welches von den kontrasterregenden Feldern ausgeht, nicht so stark stört wie beim Normalen. GUTTMANN³ neigt dazu, den ganzen Vorgang peripher zu erklären und eine gesteigerte Reaktionsfähigkeit der Sehsubstanz anzunehmen. COSSMANN⁴ glaubt diese in einem Falle einseitiger Anomalie (aber keine typische Form) nachgewiesen zu haben. Wenn sich dies einseitige Vorkommen eines gesteigerten Kontrastes bestätigt, wäre meine oben gegebene Erklärung nicht mehr haltbar. Inwieweit die Überempfindlichkeit für eine Farbe Einfluß auf die Kontraststeigerung hat, muß noch untersucht werden.

Der „Kontraststeigerung“ kommt auch eine sehr große praktische Bedeutung zu, wie vor allem NAGEL und GUTTMANN (letzterer durch Selbstbeobachtungen) betont haben. Ein beträchtlicher Teil der Anomalen, bei denen die Farbempfindung nur geringgradig herabgesetzt ist, *brauchte dieserhalb* für den Fahrdienst bei Eisenbahn und Marine an und für

¹ GUTTMANN: Z. Sinnesphysiol. **42** u. **43**.

² KOELLNER: Arch. Augenheilk. **81** (1916).

³ GUTTMANN: Z. Sinnesphysiol. **51**, 159 (1920).

⁴ COSSMANN: Arch. Augenheilk. **82**, 104 (1917).

sich noch nicht untauglich zu sein. In der Tat findet man ja auch sehr häufig Anomale, die sich ihrer Farbensinnstörung nicht bewußt sind, obwohl sie in ihrem Beruf auf Farbenunterscheidungen angewiesen sind. Trotzdem werden aber bei ihnen durch den *Simultan-contrast* so leicht Urteilstäuschungen über die Farbe der Signallichter bedingt, daß sie *aus diesem Grunde praktisch als „farbenuntüchtig“ anzusehen sind. Das gilt infolgedessen auch für die Anomalen mit „Überempfindlichkeit“.*

4. Die angeborene Blaugelbblindheit.

Die *angeborene* Blaugelbblindheit ist verhältnismäßig selten beschrieben worden. In der Literatur finden sich ausführlicher mitgeteilt je ein Fall von HERING-VINTSCHGAU¹, LEVY-SUHL², PIPER³, KOELLNER⁴, ferner sind kurz erwähnt je ein Fall von WEHRLI⁵ und KOELLNER⁶, die im wesentlichen mit den erstgenannten übereinstimmen.

Die Blaugelbblindheit bildet, wie die Rotgrünblindheit, ein dichromatisches System, d. h. es gelingt mit einem passend abgestuften Gemisch, aus einem langwelligen und einem kurzwelligen Licht die gleichen Empfindungen hervorzurufen wie mit jedem anderen beliebigen „Lichtreiz“. Zwischen einem für den Normalen reinen Gelb oder reinen Blau einerseits und einem Grau andererseits werden vollkommene Gleichungen erzielt und ebenso zwischen Blau und Gelb (HERING, VINTSCHGAU, KOELLNER). Die Blaugelbblinden sehen also in der Tat das Gelb und Blau in gleicher Weise farblos wie die Rotgrünblinden Rot und Grün, und sie sind Gelb-Blau-Verwechslern. Bei Betrachtung eines spektralen Bandes sehen sie eine farblose („neutrale“) Zone im Gelb. Sie war in den einzelnen Fällen von verschiedener Ausdehnung. Sie wurde im ersten Falle KOELLNERS zwischen 586 $\mu\mu$ und 580 $\mu\mu$, in HERINGS Fall zwischen ca. 598 $\mu\mu$ und 568 $\mu\mu$, im zweiten Falle von KOELLNER zwischen ca. 595 $\mu\mu$ und 540 $\mu\mu$ angegeben⁷. Diese Unterschiede hängen von dem Grade der noch vorhandenen Rotgrünempfindung ab (s. unten). Eine zweite ausgedehnte farblose Zone im Blau ließ sich im Falle HERING und im zweiten Falle KOELLNERS ebenfalls nachweisen, im Falle LEVY-SUHL wurde sie vermißt. Außerdem konnte HERING feststellen, daß in seinem Falle nach dem Violett hin wieder eine Andeutung von Rotempfindung auftrat. Die kurzwelligen Lichter weisen verhältnismäßig geringe Reizwerte auf, so daß eine merkliche Verkürzung des Spektrums am violetten Ende resultieren kann (HERING); die den Farbenblinden noch verbliebene Empfindung wurde von ihnen meist (nicht immer!) als Rot und Grün angegeben. Das Helligkeitsmaximum im Spektrum wurde in meinen Fällen an der gleichen Stelle angegeben wie vom Normalen. Nimmt man die *Eichung* des Spektrums mit Hilfe eines Zweilichtergemisches in der gleichen Weise vor wie bei der Rotgrünblindheit (s. S. 508) und trägt die Ergebnisse in Kurvenform in ein Koordinatensystem ein, so ergibt sich folgendes Bild.

Vergleicht man das Ergebnis (Abb. 184) mit dem bei der Rotgrünblindheit erhaltenen (Abb. 180 u. 181), so zeigt die Kurve des langwelligen Eichlichtes in Lage und Form eine auffallende Übereinstimmung mit derjenigen bei der Deuteranopie, die des kurzwelligen Eichlichtes mit derjenigen des langwelligen bei der Protanopie, während die übereinstimmende Kurve des kurzwelligen Eichlichtes bei den beiden Formen der Rotgrünblindheit kein Analogon hat. Vom Standpunkt der Dreikomponententheorie (HELMHOLTZ) aus ist dementsprechend die Blaugelbblindheit auch als *Tritanopie* oder *Violettblindheit* (nach Analogie der Rot- und Grünblindheit) bezeichnet worden.

¹ HERING: Pflügers Arch. **57**, 308. — VINTSCHGAU: Ebenda **57**, 191 (1894).

² LEVY-SUHL: Graefes Arch. **62**, 464 (1906).

³ PIPER: Z. Psychol. u. Physiol. **38**, 155 (1905).

⁴ KOELLNER: Z. Augenheilk. **21** (1909).

⁵ WEHRLI: Mitt. Thüring. Naturf. Ges. **15**.

⁶ KOELLNER: Physikalisch-medizin. Ges. Würzburg 1913.

⁷ KOELLNER: Z. Augenheilk. **21**, 200 (1909).

Auffällig ist, daß die *Rotgrünempfindung* in der Regel gleichzeitig herabgesetzt gefunden wurde, wenn auch offenbar in verschiedenem Maße (in erheblichem Grade in den Fällen HERING-VINTSCHGAU, zweiter Fall KOELLNER, wahrscheinlich auch WEHRLI; in geringem Grade, evtl. ganz fehlend in den Fällen LEVY-SUHL und ersten Fall KOELLNER). Es zeigt sich hier also eine ähnliche Erscheinung wie bei der Rotgrünblindheit, daß nämlich neben dem Ausfall der

Empfindung für das eine Farbenpaar gleichzeitig auch die Empfindung des anderen mitbeeinflusst ist.

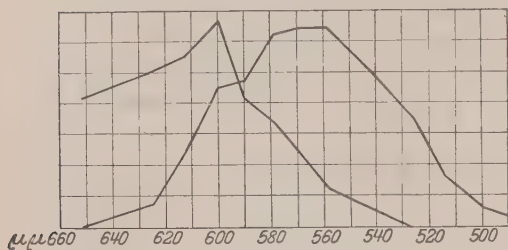


Abb. 184. Die beiden Eichwertkurven des violett-blinden Auges. (Nach KOELLNER.)

tischen Prüfungsmethoden des Farbensinns glatt bestanden. Hinsichtlich der Ähnlichkeit der angeborenen mit der erworbenen Blaugelbblindheit s. später.

5. Sonstige Anomalien der Blaugelbempfindung (anomale Trichromaten).

Über das Vorkommen unvollkommener Blaugelbblindheit, „Blaugelbschwäche“ oder „Tritanomalie“ waren bisher zuverlässige Beobachtungen nicht bekannt.

E. In neuester Zeit sind jedoch von ENGELKING¹ eingehende Untersuchungen an drei „Tritanomalen“ (2 Brüder und ihr Neffe) veröffentlicht worden, aus denen sich ergibt, daß eine derartige Störung, die Tritanomalie, wie sie von ENGELKING bezeichnet wird, in ähnlicher Weise der Tritanopie an die Seite gestellt werden kann, wie die *Protanomalie* der Protanopie und die *Deuteranomalie* der Deuteranopie.

Die wichtigsten Merkmale dieser offenbar sehr seltenen Farbensinnstörung sind nach ENGELKING folgende:

Der Rot- und Grünsinn ist normal.

Die Hauptverwechslungsfarben sind Blau und Grün. Während aber die Blaugelbblinden eine Gleichung zwischen für uns blauen und gelben Tönen, z. B. am Farbenkreisel, herstellen können, oder auch eine Gleichung zwischen Blau und einer Mischung aus Schwarz und Weiß, gelingt dies dem Tritanomalen nicht. Auch am Spektralapparat läßt sich durch Mischung zweier, wie auch immer gewählter Lichter eine vollständige Eichung des Spektrums nicht bewerkstelligen. Wie beim Normalen und den bekannten Formen anomaler Trichromasie sind dazu vielmehr mindestens drei Lichter notwendig. Wir haben es also mit einem trichromatischen System zu tun.

Im langwelligen Teil des Spektrums decken sich die untersuchten Mischungs-gleichungen durchaus mit denen des Normalen.

Bei der Aufgabe, aus zwei Lichtern der Wellenlängen 515 und 470 μμ ein Gemisch herzustellen, das einem homogenen Lichte der Wellenlänge 490 nach

¹ ENGELKING, E.: Die Tritanomalie, ein bisher unbekannter Typus anomaler Trichromasie. Graefes Arch. **116**, 196 (1925). Über die anomal-trichromatischen Farbensysteme. Ber. üb. d. 45. Vers. d. ophthalm. Ges. Heidelberg 1925. — HARTUNG, H.: Über drei familiäre Fälle von Tritanomalie. Klin. Mbl. Augenheilk. **76**, 230 (1926). — ENGELKING, E. u. H. HARTUNG: Spektraluntersuchungen über die Minimalfeldhelligkeiten des Tritanomalen und seine Unterschiedsempfindlichkeit für Änderungen der Helligkeit. Graefes Arch. **118**, 211 (1927).

Farbe und Helligkeit gleich erscheint, wird von den Anomalen dieses Typus erheblich mehr kurzwelliges Licht (der Wellenlänge $470 \mu\mu$) beansprucht als vom Normalen. Die Gleichungen des Normalen werden vom Tritanomalen nicht anerkannt und umgekehrt. Der Anomale bezeichnet das vom Normalen zur Gleichung gewählte Gemisch als „zu grün“, der Normale das des Tritanomalen als „zu blau“.

Der Quotient aus dem Blaugrünmischungsverhältnis des Anomalen und Normalen ändert sich mit der Wellenlänge. Daraus ergibt sich, daß das Farbensystem dieser Anomalen ebenso wie das der Protanomalen und Deutanomalen als Alterationssystem anzusprechen ist und nicht als Absorptionssystem.

Die bisher untersuchten Fälle von Tritanomalie zeigten eine dem Grade ihrer Störung entsprechende geringe Verkürzung am kurzwelligen Ende des Spektrums, sonst aber, wie die Versuche von ENGELKING und HARTUNG erkennen lassen, keine wesentlichen Unterschiede hinsichtlich der Helligkeitsverteilung im Spektrum.

In einem Falle hat ENGELKING Eichversuche mit den zwei Eichlichtern vorgenommen, die KOELLNER seinerzeit zur Eichung tritanopischer Systeme benutzt hat. Dabei ergab sich, daß zwar eine Eichung über das ganze Spektrum hin damit nicht möglich war, da ja ein trichromatisches System vorliegt, daß aber bei Zugrundelegung „optimaler Einstellungen“, als welche in dem trichromatischen Spektralbezirk heterochrome Helligkeitsgleichungen größter farbiger Ähnlichkeit angesehen wurden, die spektrale Lage von Beginn, Gipfel und Ende der ersten, sowie Beginn und Gipfel der zweiten dabei zu gewinnenden Kurve grundsätzlich mit den entsprechenden Punkten der Tritanopenkurven übereinstimmte.

Die bisher bekanntgewordenen Fälle von Tritanomalie wiesen alle einen schwachen Farbensinn auf.

Die Unterschiedsempfindlichkeit für Farbentöne war innerhalb der Wellenlängen 495 und 445 erheblich herabgesetzt. Die spezifischen Schwellen für Blau und Gelb waren erhöht, desgleichen die Zeit- und Raumschwellen für diese Farben.

6. Vorkommen und Vererbung der angeborenen Farbensinnstörungen.

Die *totale Farbenblindheit* kommt nur selten zur Beobachtung. Zahlenmäßige Angaben (etwa 1 : 40000) bieten aber möglicherweise kein ganz richtiges Bild, weil zweifellos mancher Fall übersehen wird, weil die klinischen Begleiterscheinungen, Nystagmus und Astigmatismus die Aufmerksamkeit des Augenarztes allein auf sich lenken. Männer werden häufiger als Frauen befallen (etwa im Verhältnis 2 : 1). GÖTHLIN¹ gibt das Verhältnis mit 100 : 73, LINA PETER² mit 9 : 7 an.

Noch seltener ist die *Blaugelbblindheit* beobachtet worden, aber auch sie kann leicht übersehen werden, weil die Ausfallserscheinungen praktisch bei ihr nicht so hervortreten.

Die *Anomalien der Rotgrünempfindung* sind sehr häufig. Eine ausgesprochene Herabsetzung des Rotgrünsinnes kommt etwa bei 7—8% aller Männer vor, bei Frauen ist sie sehr selten (kaum 1%). Rechnet man alle geringfügigen Abweichungen, die bei sorgfältiger Untersuchung gefunden werden, hinzu, so steigt die Zahl ganz erheblich und mag bis 20% betragen, wenn man überhaupt bei den gleitenden Übergängen zum normalen Verhalten eine Zahl nennen will.

¹ GÖTHLIN: Acta ophth. 2, 15 (1924).

² PETER, LINA: Arch. d. Jul. Klaus-Stift. f. Vererbungsforsch. 2, 143 (1926).

Untersuchungen über die Vererbungsform und besonders die Häufigkeit des Vorkommens der verschiedenen Farbensinnstörungen beim männlichen und weiblichen Geschlecht sind in neuerer Zeit vielfach vorgenommen worden, so u. a. von PODESTA¹, TAYLOR², DANFORTH³, FUETER⁴, JULIA BELL⁵, SIEMENS⁶ u. a.

E. Erwähnt seien hier nur die jüngst von v. PLANTA⁷ mitgeteilten Ergebnisse der Untersuchungen an 5000 Schulkindern. Unter 2000 Knaben fanden sich 159 Farbenuntüchtige = 7,95 %, unter 3000 Mädchen 13 Farbenuntüchtige = 0,43 %.

Von den 159 farbenuntüchtigen Knaben waren:

78	= 3,9 %	Deuteranomale
7	= 0,35 „	Extrem-Deuteranomale
30	= 1,5 „	Deuteranope
9	= 0,45 „	Protanomale
3	= 0,15 „	Extrem-Protanomale
32	= 1,60 „	Protanope.

Von den farbenuntüchtigen Mädchen waren:

9	= 0,30 %	Deuteranomale
1	= 0,03 „	Extrem-Deuteranomale
3	= 0,10 „	Protanope.

Die Vorstellung, daß die Farbenblindheit der Männer auf fehlende Übung des Farbensehens zurückzuführen ist, hat sich natürlich längst als irrig erwiesen. Sie steht in gewissem Zusammenhange mit der alten Annahme, daß der Farbensinn erst eine stammesgeschichtlich späte Errungenschaft ist, daß sowohl in historischer Zeit wie auch unter den sog. Naturvölkern noch die Zeichen unentwickelten Farbensinnes bzw. Farbenblindheit die Regel bilden. Es wurde hier von den mangelhaften Sprachbezeichnungen fälschlich ein Rückschluß auf das Farbenunterscheidungsvermögen gemacht⁸. In Wirklichkeit findet sich die Farbenblindheit auch bei Naturvölkern annähernd im gleichen Verhältnis wie bei uns, und durch die klassischen Untersuchungen von v. HESS⁹ über den Farbensinn der Tiere wissen wir, daß der Farbensinn bei den Landtieren, vor allem den Säugetieren, bereits eine der menschlichen sehr nahestehende Entwicklung erreicht hat.

Die Vererbung der Farbensinnstörungen ist besonders in letzter Zeit wieder eingehender untersucht worden. Es darf als sicher angenommen werden, daß die angeborene Rotgrünblindheit und auch die typische „anomale Trichromasie“ sich ausnahmslos als recessiv-geschlechtsgebundene Eigenschaft vererbt (vor allem SCHIÖTZ¹⁰). HARTUNG¹¹ teilt einen Stammbaum seiner eigenen Tritanomaliefamilie mit, aus dem hervorzugehen scheint, daß auch diese Störung sich in gleicher Weise vererbt. Wie es scheint kommt niemals Protanopie und Deuteranopie (bzw. Protanomalie und Deuteranomalie) im Wechsel vor, sondern stets nur dieselbe Form. Finden sich in einer Familie beide Formen nebeneinander,

¹ PODESTA: Münch. med. Wschr. **71**, 1637.

² TAYLOR: Amer. J. Psychol. **35**, 185.

³ DANFORTH: Amer. Naturalist **58**, 447.

⁴ FUETER: Graefes Arch. **114**, 593.

⁵ BELL, JULIA: Anomalies and diseases of the eye **2** II. London u. Cambridge: Univ. press 1926.

⁶ SIEMENS, H. W.: Mbl. Augenheilk. **76**, 769.

⁷ v. PLANTA: Graefes Arch. **120**, 253.

⁸ Interessenten seien einige ältere Schriften hierbei genannt: MAGNUS: Über den Farbensinn der Naturvölker. Jena: G. Fischer 1880. — GRANT ALLEN: Der Farbensinn. Leipzig: Günther 1880. Der Kuriosität halber sei auch die Monographie von SCHULZ: Das Farbenempfindungssystem der Hellenen. Leipzig: J. A. Barth 1904 erwähnt, der nachzuweisen sucht, daß die Griechen in historischer Zeit noch blaugelbblind gewesen seien.

⁹ v. HESS: Vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes. Jena 1912.

¹⁰ SCHIÖTZ: Klin. Mbl. Augenheilk. **63**, 498 (1922).

¹¹ HARTUNG: Klin. Mbl. Augenheilk. **76**, 229.

so müssen zwei getrennte Erbanlagen angenommen werden (DÖDERLEIN¹). Dagegen scheinen Deutanopie und Deutanomalie als verschiedene Grade ein und derselben Störung gelegentlich als eine Erbeigenschaft vorzukommen (WÖLFFLIN²).

E. Nach VOGT³, GÖTHLIN⁴, LINA PETER⁵ und BECKERHAUS⁶ spielt Blutsverwandtschaft für das Zustandekommen der totalen Farbenblindheit eine große Rolle. Es ist wahrscheinlich eine recessiv vererbte Störung. Noch nie aber wurde totale Farbenblindheit in zwei aufeinanderfolgenden Generationen beobachtet.

Von großer Wichtigkeit sind natürlich Fälle mit einseitiger *Farbensinnstörung*. Einseitige Rotgrünblindheit ist in neuerer Zeit nicht mehr beobachtet worden und die früheren Fälle (viel zitiert wird eine Beobachtung von v. HISCAL) sind nicht so vollkommen untersucht, daß dem Befunde eine größere Bedeutung zugemessen werden kann. Dagegen ist einseitige anormale Trichromasie mehrmals festgestellt worden (HEGNER⁷, KOELLNER⁸, v. KRIES⁹). Der v. KRIESsche Fall (s. oben) ist für die Art des Farbensehens der wertvollste (hier auch Literatur über einseitige Farbensinnstörungen).

II. Die erworbenen Störungen des Farbensinnes.

(Einteilung. Unterschied in der Sehweise gegenüber den angeborenen Formen).

Die erworbenen Störungen des Farbensinnes unterscheiden sich von den angeborenen grundsätzlich dadurch, daß in der Regel die Erinnerungsbilder an die Farbenempfindung vor Eintreten der Affektion erhalten sind. Die Kranken, welche zuvor normalen Farbensinn besaßen, pflegen daher die farbigen Objekte im allgemeinen auch so zu benennen, wie sie sie sehen. Das wird noch dadurch erleichtert, daß die Farbensinnstörung häufig nur in einem Teile des Gesichtsfeldes oder gar nur auf einem Auge auftritt, so daß ein Vergleich zwischen normaler und gestörter Farbenempfindung möglich ist. Wir können daher bei der Untersuchung der erworbenen Farbensinnstörungen aus den Benennungen der dargebotenen Farbenreize meist direkt auf die Empfindung schließen; auch gelingt es unter günstigen Bedingungen, Gleichungen herzustellen, bei denen gleichzeitig das eine Feld mit einer noch normalen, das andere mit der erkrankten Netzhautstelle gesehen wird (beide müssen natürlich, wenn es sich um extrafoveale Netzhautpartien handelt, gleiche Exzentrizität haben). Die Untersuchung der Farbenempfindung bei den Farbensinnstörungen gestaltet sich also hier in der Regel einfacher und wesentlich zuverlässiger als bei den angeborenen Farbensinnanomalien.

Die erworbenen Farbensinnstörungen können einmal dadurch bedingt sein, daß durch nicht-adäquate Reize (thermische, chemische usw.) Farbenempfindungen ausgelöst werden, die unter Umständen auch ohne gleichzeitigen Lichtreiz auftreten können. Die Mehrzahl entsteht freilich dadurch, daß der Lichtreiz zu einer anderen Farbenempfindung führt als normal. Dabei kann durch Änderungen der Absorptionsverhältnisse etwa innerhalb der brechenden Medien oder

¹ DÖDERLEIN: Arch. Augenheilk. **90**, 43 (1922).

² WÖLFFLIN: Pflügers Arch. **201**, 214 (1923).

³ VOGT: Klin. Mbl. Augenheilk. **69**, 121 (1922).

⁴ GÖTHLIN, G. FR.: Acta ophthalm. **2**, 15.

⁵ PETER, LINA: Arch. Klaus-Stiftg Vererbungsforschg usw. **2**, 143 (1926).

⁶ BECKERHAUS, F.: Klin. Mbl. Augenheilk. **73**, 652.

⁷ HEGNER: Z. Sinnesphysiol. **49** (1916).

⁸ KOELLNER: Heidelberger Ophthalm. Ges. 1911.

⁹ v. KRIES: Z. Sinnesphysiol. **50** (1919) (hier auch Literatur).

der Netzhaut die Zusammensetzung des Reizlichtes rein physikalisch beeinflußt werden (quantitative Farbensinnstörung); oder aber die Aufnahmefähigkeit der Sehsubstanz, von der Netzhaut angefangen bis zur Hirnrinde, ist gestört und führt dann dazu, daß bestimmte Lichter andere Farbenempfindungen auslösen als normal (qualitative Farbensinnstörung). Im letzteren Falle ist nach unseren bisherigen Kenntnissen der Formenreichtum der erworbenen Farbensinnstörungen geringer als man zunächst bei der Vielseitigkeit der pathologischen Prozesse erwarten sollte. Sicher bekannt und erforscht sind bisher nur *Vereinfachungen* der Farbenempfindung¹, also Farbenblindheit und deren Übergänge.

Es ist von prinzipieller Wichtigkeit, daß sich diese Reduktionen durchgängig nur nach zwei Richtungen hin vollziehen, nämlich im Sinne der *Rotgrünblindheit* und der *Blaugelbblindheit*, Bezeichnungen, mit denen sie (ebenso wie bei den angeborenen Farbensinnanomalien) zwar nicht erschöpfend, aber doch hinreichend charakterisiert werden, indem die Empfindung für das eine Farbenpaar zum mindesten stärker in Verlust gerät als für das andere. Erwähnt sei gleich hier, daß die Gelbblaublindheit an die Erkrankung eines ganz bestimmten Teiles der Sehsubstanz, nämlich der Neuroepithelschicht der Netzhaut gebunden ist (näheres S. 529). *Sie ist die einzige erworbene Farbensinnstörung, welche mit der entsprechenden angeborenen Form weitgehende Ähnlichkeit zeigt, während sowohl die erworbenen Störungen der Rotgrünempfindung wie die erworbene totale Farbenblindheit, die den Erkrankungen der Sehbahn (Reizleitung) eigentümlich sind, sich in prinzipieller Weise von den betreffenden angeborenen Farbensinnanomalien unterscheiden.* Diese Tatsache ist eine weitere Stütze für die Annahme, daß die typischen Ursachen der angeborenen Farbensinnanomalien *peripher* zu suchen sind. Im folgenden sind die wichtigsten Tatsachen der verschiedenen Formen der erworbenen Farbensinnstörungen angeführt².

Bei allen erworbenen Farbensinnstörungen, ebenso wie bei den angeborenen (wie sich bei dem einseitigen Vorkommen nachweisen läßt), wird unzerlegtes farbloses Licht auch weiterhin farblos gesehen. Wenn zuweilen Farbigsehen (Chromatopsie) vorkommt und z. B. eine Blaugelbblindheit auch häufig begleitet, so handelt es sich hierbei doch um ein akzidentelles Ereignis und bildet keinesfalls die Regel.

1. Die Störungen der Farbenempfindung aus physikalischen Ursachen. (Quantitative Farbensinnstörungen).

In mehrfacher Weise führt die Lichtabsorption und Lichtzerstreuung im Bereiche der brechenden Medien und in den inneren Netzhautschichten zu Störungen der Farbenempfindung. Letzten Endes kann keine Trübung ganz ohne Einfluß sein; denn die kurzwelligen Strahlen gelangen hier nicht mehr in gleichem Grade zur Netzhaut wie unter normalen Verhältnissen. Infolgedessen erscheint auch beim Augenspiegeln das Hintergrundbild bei trüben Medien stets rötlicher, ähnlich wie wenn man durch ein rauchgraues Glas oder eine Milchglasplatte hindurchblickt. Bei dem geringen Grade dieser Veränderung und infolge der Anpassung wird sich natürlich der Kranke der Erscheinung nicht bewußt. Erst bei stärkeren Trübungen macht sich eine Störung in der Unterscheidung der Farben auch praktisch bemerkbar. Besonders pflegen dabei die grünen und blauen Abstufungen verwechselt zu werden³, überhaupt werden die Farben dann etwa so

¹ Störungen der Farbenempfindung durch Giftwirkung s. später.

² Näheres in meinen Störungen des Farbensinnes. Berlin: S. Karger 1912.

³ BULL, O.: Bemerkungen über den Farbensinn unter verschiedenen physiol. und pathol. Verhältnissen. Graefes Arch. **29** III, 71 (1883). — Auch TREITEL: Über das positive zentrale Skotom usw. Ebenda **31** I, 259 (1885).

gesehen wie vom Normalen bei herabgesetzter Beleuchtung, da die Netzhaut stets in einem gewissen Grade von Dunkeladaption gehalten wird¹.

Ein besonders hoher Grad elektiver Lichtabsorption findet dann statt, wenn die brechenden Medien aus irgendeinem Grunde gefärbt sind und nun wie ein farbiges Glasfilter wirken. Hierher gehört wahrscheinlich die Durchtränkung der Netzhaut mit Flüssigkeit bei Transsudaten (z. B. Netzhautablösung), wobei dann jenes eigentümliche und charakteristische Grünlichsehen in den befallenen Abschnitten des Gesichtsfeldes auftritt, das die erworbene Blaugelbbblindheit (s. S. 529) gern begleitet. Am markantesten tritt die elektive Lichtabsorption in Erscheinung bei der *Gelbfärbung der Linse und bei Blutungen in und vor der Netzhaut*.

a) Die Gelbfärbung der Linse.

Die Linse zeigt bereits in frühen Lebensjahren eine gelbliche Färbung, die mit dem Alter zunimmt, mit weitgehenden individuellen Verschiedenheiten. Den höchsten Grad erreicht die Gelbfärbung bei der sog. *Cataracta nigra*.

Bringt man eine frisch aus dem Auge entfernte Linse in Glycerin zwischen zwei parallele Glaswände und hält das Präparat in ein spektrales Band, so erscheint auch die *Cataracta nigra* für Rot noch fast vollkommen durchlässig. Aber bereits im Grün kann sie sich als ganz dunkle Scheibe von der umgebenden Flüssigkeit abheben². Die spezifische Absorption für blaue Lichter schwankt nach HESS³ zwischen 0,1 bei Jugendlichen und 0,85 bei einem 78jährigen.

Ältere Individuen pflegen also die Außenwelt mehr oder minder wie durch ein gelbes oder gelbbraunes Glas zu sehen. Das Spektrum kann für sie bereits in Blaugrün enden⁴. Infolge der allmählichen Anpassung kann das natürlich bei farblosen Sehdingen nicht in Erscheinung treten. Dagegen wird dieses Gelbsehen auch bei ihnen sofort merklich, wenn ein Vergleich mit einem Auge ohne gelbgefärbte Linse möglich ist⁵.

Umgekehrt tritt nach der Mehrzahl der Staroperationen infolge Sukzessivkontrastes anfänglich das bekannte *Blausehen* auf, das dann nach einigen Wochen ebenfalls wieder verschwindet.

Die Störung des Farbensehens durch die Gelbfärbung der Linse hat ihre praktische Bedeutung darin, daß in manchen Berufszweigen (wie Färber usw.) ältere Personen untauglich werden, da sie u. a. grüne und blaue Farbtöne nicht mehr genügend unterscheiden können (HESS). Bei Malern hat man eine im vorgerückten Alter hervortretende auffällige Anwendung blauer Farben ebenfalls hierauf zurückgeführt (z. B. bei MULREADY u. TIZIAN).

b) Netzhautblutungen.

Blutungen in und vor der Netzhaut erscheinen in nicht zu dicker Schicht den Kranken als dunkelrote Flecke; grüne und blaue Farben werden nicht unterschieden, das Spektrum wird unter Umständen nur bis zum Gelbgrün gesehen, wie ich mehrmals beobachten konnte. Der rote Fleck im Gesichtsfeld erscheint nicht selten von einem grünen Hof umgeben. Es kann sich hierbei um Simultan-contrast handeln, aber es muß auch an eine ödematöse Durchtränkung der Netzhaut gedacht werden, durch welche die Blaugelbbblindheit (S. 529) und das diese so oft begleitende Grünsehen hervorgerufen sein kann.

¹ SCHMIDT-RIMPLER: Beobachtungen bei einseitiger Katarakt. Klin. Mbl. Augenheilk. 49 I, 692 (1911).

² HESS: Weitere Mitteilungen über die Gelbfärbung usw. Arch. Augenheilk. 64, 293.

³ HESS: Messende Untersuchungen über die Gelbfärbung der menschlichen Linse usw. Arch. Augenheilk. 63, 154.

⁴ HESS: Über Blaublindheit durch Gelbfärbung der Linse. Arch. Augenheilk. 61, 29.

⁵ VAN DÜYSE: Cyanopie et Xanthopie d'origine cristallienne etc. Bull. Soc. méd. Gand. 1908.

2. Erworbene totale Farbenblindheit.

Die erworbene totale Farbenblindheit, gleichgültig auf welche Weise sie entsteht, unterscheidet sich prinzipiell von der angeborenen durch die gänzlich abweichende Helligkeitsverteilung im Spektrum: *niemals finden wir die so charakteristische Übereinstimmung mit dem Dämmerungssehen, welche diese auszeichnet. Vielmehr möchte ich für die erworbene totale Farbenblindheit von vornherein als Grundsatz aufstellen, daß die gleichen Helligkeitswerte, welche vor Auftreten der Farbensinnstörung bestanden, auch nach Verlust der Farbenempfindung bestehen bleiben, wenigstens im langwelligen Teil des Spektrums, das allein der genaueren Prüfung zugänglich ist*¹.

Die erworbene totale Farbenblindheit kann auf die verschiedenste Weise zustande kommen. In der Mehrzahl der Fälle bildet sie das Endstadium der progressiven Rotgrünblindheit (s. S. 525). Selten ist sie dadurch bedingt, daß eine partielle Farbenblindheit zu einer anderen bereits länger oder kürzer bestehenden hinzutritt. Es handelt sich dann um das Zusammentreffen von Rotgrünblindheit

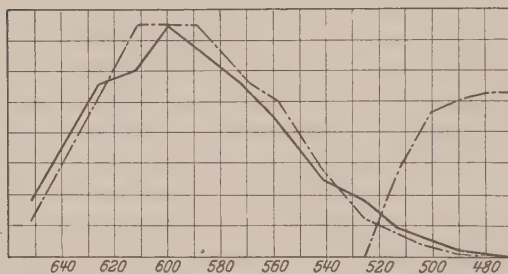


Abb. 185. ——— Kurve des monochromatischen linken Auges (Deuteranopie mit Hinzutreten von Blaugelbblindheit). - - - - - Kurven des dichromatischen (deuteranopischen) rechten Auges. (Nach KOELLNER.)

und Gelbblaublindheit, von denen theoretisch die eine oder die andere auch angeboren sein kann. Beobachtet wurden bisher folgende Formen:

1. Angeborene Rotgrünblindheit (Protanopie) mit Hinzutreten von Blaugelbblindheit infolge Netzhautablösung (KÖNIG²). Die Helligkeitsverteilung im Spektrum stimmte (mit 7% Fehler) mit derjenigen des langwelligen Eichlichtes des protanopischen anderen Auges überein.

2. Angeborene Rotgrünblindheit (Deuteranopie) mit Hinzutreten von Blaugelbblindheit infolge Netzhautentzündung (KOELLNER³). Die Helligkeitsverteilung im Spektrum entsprach derjenigen des langwelligen Eichlichtes des deuteranopischen anderen Auges (s. Abb. 185). Später stellte sich wieder die frühere Farbensinnanomalie her.

3. Erworbene Rotgrünblindheit bei angeborener Blaugelbblindheit (PIPER⁴) und KOELLNER⁵), während das eine Auge typische Blaugelbblindheit aufwies (Abb. 186), zeigt das andere total farbenblinde die Helligkeitsverteilung des normalen (und zugleich auch des blaugelbblinden) Auges (Abb. 187).

4. Endausgang der erworbenen Rotgrünblindheit. Die Helligkeitsverteilung ist die gleiche wie in den unter 2 u. 3 erwähnten Fällen. Da meist die Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeiten hierbei bereits sehr gemindert ist, lassen sich nur die oberen und unteren Grenzen für die jeweiligen Helligkeitsgleichungen im Spektrum angeben, will man nicht zu willkürliche Ergebnisse erhalten. Es wird

¹ Im kurzwelligen Teil sind für das helladaptierte Sehorgan infolge der Eigentümlichkeiten unserer gebräuchlichen Lichtquellen die Reizwerte im allgemeinen zu gering, um feinere Unterschiede mit Sicherheit festzustellen.

² KÖNIG: Ges. Abh. physiol. Optik 1903, 14.

³ KOELLNER: Monochromatisches Farbensystem als Reduktionsform angeborener Dichromasie. Z. Sinnesphysiol. 43, 163.

⁴ PIPER: Beobachtung an einem Fall totaler Farbenblindheit. Z. Psychol. u. Physiol. 38, 153.

⁵ KOELLNER: Erworbene totale Farbenblindheit mit Bericht über einen weiteren Fall. Z. Augenheilk. 21, 193 (1909).

auch bei der erworbenen Rotgrünblindheit ausgeführt werden, daß wir es hier mit einer sozusagen quantitativen Farbensinnstörung zu tun haben, d. h. daß der Grad der Farbensinnstörung sehr weitgehend von der Intensität des Reizes (Helligkeit, Sättigung, Objektgröße) abhängig ist. Daraus ergibt sich, daß das Stadium der totalen Farbenblindheit, ähnlich wie in der Gesichtsfeldperipherie von der Versuchsanordnung abhängig ist und bei entsprechender Abänderung unter Umständen, d. h. unter günstigen Beobachtungsbedingungen in das Stadium der Rotgrünblindheit rückverwandelt werden kann. In diesem Falle werden langwellige und kurzwellige Spektrallichter, nebeneinandergestellt, auch als gelblich und bläulich voneinander unterschieden.

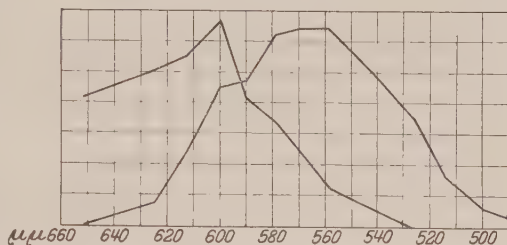


Abb. 186. Kurven eines blauegelbblinden Auges.
(Nach KOELLNER.)

Vorkommen. Aus diesen verschiedenen Entstehungsmöglichkeiten geht hervor, daß die totale Farbenblindheit durch alle möglichen Erkrankungen an jeder Stelle der Sehbahn von der Netzhaut bis zur Hirnrinde bedingt sein kann. Bei Affektion der Leitungsbahnen ist die totale Farbenblindheit stets der Endausgang der erworbenen Rotgrünblindheit (S. 525ff.). Sie ist daher hier auch stets mit einer stärkeren Herabsetzung der Sehschärfe verbunden, gleichgültig, an welcher Stelle der Erkrankungsherd sitzt und welcher Natur er ist. Bei corticalen Herden kann die Farbenblindheit anscheinend auch gelegentlich ohne Raumsinnstörung auftreten¹.

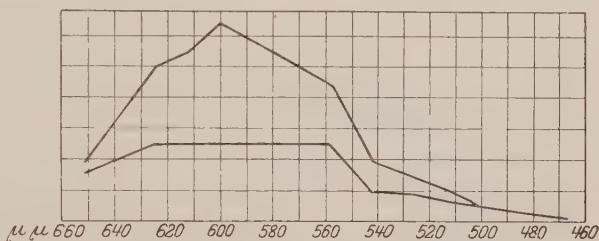


Abb. 187. Reizwertkurve eines durch Hinzutreten einer erworbenen Rotgrünblindheit zur angeborenen Blauegelbblindheit total farbenblind gewordenen Auges. Obere und untere Grenzwerte. Die Eichwertkurven des anderen, blauegelbblinden Auges sind in der Abb. 186 wiedergegeben. (Nach KOELLNER.)

3. Die erworbene Rotgrünblindheit.

Die erworbene Rotgrünblindheit unterscheidet sich von der angeborenen Rotgrünblindheit von vornherein durch ihren fortschreitenden Charakter: sie ist nur ein Stadium einer progressiven Farbensinnstörung, die fortlaufend vom normalen Farbensinn zur totalen Farbenblindheit (S. 524) überleitet und zeigt hierin wie auch sonst in ihrem Verhalten (s. unten) weitgehende Ähnlichkeit mit dem Verhalten des Farbensinnes in der Peripherie des Gesichtsfeldes. Wie dort, ist auch hier der Grad der Störung bis zu einem gewissen Grade von der Stärke der auslösenden Reize abhängig (Intensität, Sättigung und Größe der Reizobjekte). Wenn ich also die Sehweise bei der erworbenen Rotgrünblindheit in folgendem einer näheren Betrachtung unterziehe, so verstehe ich darunter ein Stadium, bei welchem für die angewendete Versuchsanordnung die Rotgrünempfindung vollkommen ausgefallen ist.

Das Spektrum zerfällt für den Rotgrünblinden in eine gelbe und eine blaue Hälfte, welche durch eine farblose (neutrale) Zone ineinander übergehen. Diese liegt, wie bei der angeborenen Rotgrünblindheit, zwischen 500 und 490 $\mu\mu$

¹ Näheres s. KOELLNER: Störungen des Farbensinnes. S. Karger 1912.

(HERING¹, KOELLNER²), durchschnittlich bei etwa $495 \mu\mu$ (HESS³). Dabei wird sowohl das Gelb wie das Blau wesentlich weniger gesättigt gesehen wie bei der angeborenen Rotgrünblindheit, vor allem der sog. Deuteranopie. Sowohl beim normalen als auch beim angeborenen Rotgrünblinden kann also die Farbenempfindung des erworbenen Rotgrünblinden hervorgerufen werden, wenn zu Gelb und Blau Weiß hinzugemischt wird. Natürlich nimmt die Empfindung für Gelb und Blau immer mehr ab, je mehr die Farbensinnstörung sich der totalen Farbenblindheit nähert.

Die Helligkeitsverteilung im Spektrum wird durch die Farbensinnstörung nicht geändert. Sie ist also die gleiche wie beim Normalen, wenn der Farbensinn zuvor normal war; bestand aber eine angeborene Rotgrünblindheit, so bleibt deren charakteristische Helligkeitsverteilung ebenfalls erhalten, wie ich nachweisen konnte⁴.

Am einfachsten läßt sich das zeigen, wenn man in bekannter Weise eine Eichung des Spektrums mit einem Zweifarbengemisch aus den beiden Enden des Spektrums vornimmt, wie ich es mehrfach ausgeführt habe (s. Abb. 188).

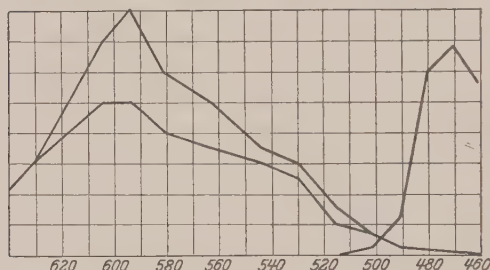


Abb. 188. Typische erworbene Rotgrünblindheit im dichromatischen Stadium. Die beiden Grenzlinien für die Kurve des langwelligen (roten) und die Kurve des kurzwelligen (blauen) Eichlichtes. (Aus KOELLNER: Die Störungen des Farbensinnes.)

Bei diesen Eichungen zeigt sich sogleich bei allen Kranken, die zuvor normalen Farbensinn hatten, eine verhältnismäßig geringe Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede, die man geradezu charakteristisch nennen könnte. Infolgedessen ist es zweckmäßig, hier bei den Gleichungen keine Mittelwerte aus mehreren Eichstellungen zu nehmen, sondern statt dessen lieber die jeweils oberen und unteren Grenzwerte zu bestimmen, die dann bei der graphischen Darstellung in Gestalt einer Doppelkurve zum Ausdruck kommen (Abb. 187, 188 u. 192).

Im Beginn der progressiven Farbensinnstörung kann man das allmähliche Erlöschen der Rotgrünempfindung an geeigneten Fällen gut verfolgen. Die Veränderung des Farbensinnes bei Betrachtung des Spektrums vollzieht sich nach meinen Beobachtungen etwa in folgender Weise: Es ändert seinen Farbenton allmählich (Tabelle 2).

Tabelle 2.

	Zunächst in	Dann in	Schließlich in
Rot	schmutzig ziegelrot	grauorange	weißlichgelb
Orange	goldgelb	weißlichgelb	
Gelb ($575 \mu\mu$)	wird nur allmählich weißlicher		
Grüngelb	weißlichgelb		
Gelbgrün	weißlichgelb		
Reingrün ($495 \mu\mu$)	wird nur allmählich farblos		
Grünblau	weißlichblau		
Blau ($470 \mu\mu$)	wird nur allmählich weißlicher		
Violett	weißlichblau		

Die vier sog. invariablen Farben Rot, Gelb, Grün, Blau büßen also von Anfang an allmählich ihre Farbigkeit ein und gehen in Weiß (Grau) über, nur Rot

¹ HERING: Die Untersuchung einseitiger Störungen des Farbensinnes usw. Graefes Arch. **36** III, 1.

² KOELLNER: Die erworbene Rotgrünblindheit usw. Z. Augenheilk. **22**, 193.

³ HESS: Untersuchung eines Falles von halbseitiger Farbensinnstörung am linken Auge. Graefes Arch. **36** III, 21.

⁴ KOELLNER: Störungen des Farbensinnes. Berlin: S. Karger 1912.

und Grün wesentlich rascher als Blau und Gelb, so daß in einem bestimmten Stadium die Rotgrünblindheit in Erscheinung tritt. Eine Beobachtung, daß *nur die Rot- oder Grünempfindung allein erlischt, ist bisher noch nicht gemacht*¹.

Liegt gleichzeitig eine Gelbblaublindheit vor, so kann man den allmählichen Übergang von dieser bis zur Rotgrünblindheit, die sich in diesem Falle als totale Farbenblindheit (Kombination von Gelbblaublindheit mit der erworbenen Rotgrünblindheit) äußert, auch mit dem Eichungsverfahren mittels eines Zweifarben gemisches verfolgen. Mir waren früher derartige Beobachtungen möglich; das Ergebnis ist auf Abb. 189 bis 192 wiedergegeben. Diese

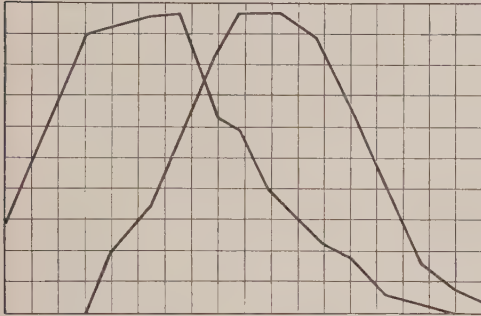


Abb. 189. Die beiden Eichwertkurven einer erworbenen Tritanopie (Sehschärfe = $\frac{1}{2}$) (keine Präzisionsbestimmungen). Sie ersetzt für den vorliegenden Zweck das normal trichromatische System, das man erhalten würde, wenn man sich die dritte fehlende Kurve hinzudenkt. (Aus KOELLNER: Die Störungen des Farbenseins.)

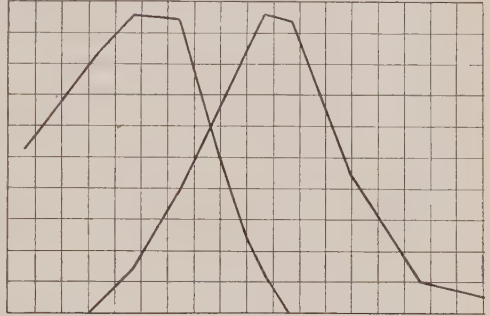


Abb. 190. Die beiden Eichwertkurven eines tritanopischen Systems mit beginnender Sehnervenatrophie (Sehschärfe = $\frac{1}{3}$). (Beginnende Verschmelzung der beiden Eichwertkurven. (Aus KOELLNER.)

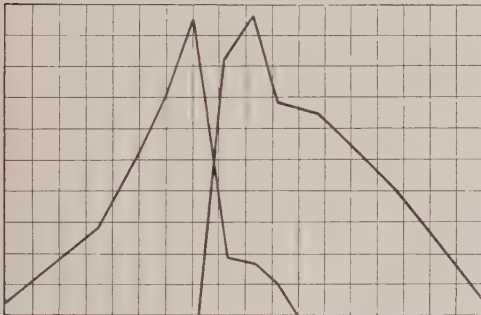


Abb. 191. Fortgeschrittene Verschmelzung der beiden Eichwertkurven eines erworbenen tritanopischen Systems bei Sehnervenerkrankung (Neuritis luetica) (Sehschärfe = $\frac{1}{6}$ - $\frac{1}{4}$). Keine Präzisionsbestimmungen. (Aus KOELLNER.)

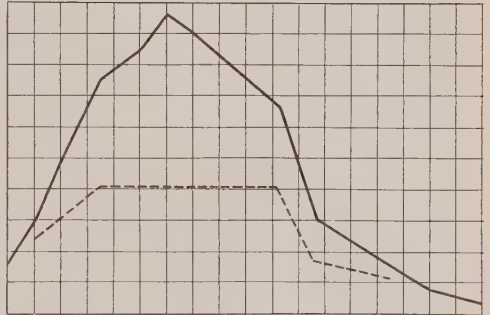


Abb. 192. Vollendete Verschmelzung der Kurven bei der Blaugelbblindheit zu einer einzigen durch Hinzutreten einer erworbenen Rotgrünblindheit. Untere und obere Grenze der Eichwerte. (Aus KOELLNER.)

Eichwertkurven sind natürlich lediglich als graphische Darstellung der Lichtmischungsverhältnisse aufzufassen und können nicht als Grundlage für die Konstruktion irgendwelcher theoretischer „Komponenten“ des Farbenseins dienen.

Angeborene und erworbene Rotgrünblindheit. Der Vergleich der erworbenen mit den angeborenen Störungen der Rotgrünempfindung liegt sehr nahe. Bei der Rotgrünblindheit ist beiden natürlich das Fehlen der Rotgrünempfindung gemeinsam. Sie unterscheiden sich aber einmal dadurch, daß bei der erworbenen Rotgrünblindheit die Gelbblauempfindung durchgehend schon in einem höheren

¹ Ein von mir beobachteter Fall mit scheinbarer Störung nur der Rotempfindung (KOELLNER: Z. Sinnesphysiol. 42, 15) kann nicht in diesem Sinne gedeutet werden, da nicht sicher ist, ob der Farbensinn zuvor gänzlich normal war. Wir kennen jetzt angeborene ähnliche Störungen der Rotempfindung, die damals noch unbekannt waren. Es ist also möglich, daß es sich nur um eine vorübergehende Zunahme einer derartigen Anomalie gehandelt hat.

Grade abgenommen hat, als z. B. bei der Protanopie (von Ausnahmefällen abgesehen). Ein Unterschied liegt außerdem in der Helligkeitsverteilung im Spektrum, die bei der erworbenen Rotgrünblindheit, wie oben erwähnt, mit derjenigen des Normalen übereinstimmt, vorausgesetzt daß zuvor normaler Farbensinn vorhanden war. Zudem sind die Unterschiedsschwellen für Helligkeiten wesentlich höhere als bei der angeborenen Farbenblindheit.

Was die *Übergangsformen* zum normalen Farbensinn anlangt, so fehlt der erworbenen Rotgrünschwäche regelmäßig jenes charakteristische Rotgrünmischungsverhältnis bei der *Rayleigh-Gleichung*. Niemals wird bei der erworbenen Farbensinnstörung das Rotgrünmischungsverhältnis, welches der Normale zur Gleichung mit Natriumgelb braucht, abgelehnt und dafür nur eine abweichende „anomale Gleichung“ angenommen. Vielmehr zeigt sich die zunehmende Farbensinnstörung darin, daß *neben* der normalen Gleichung auch noch bei anderem Mischungsverhältnis Rot-Grün-Gleichungen mit Gelb möglich sind. Diese „Verbreiterung“ der Einstellung macht sich besonders nach dem Grün hin bemerkbar, so daß in einem gewissen Stadium bereits zwischen Natriumgelb und Grün (540 $\mu\mu$) Gleichungen angenommen werden, zwischen Gelb und Rot (670 $\mu\mu$) dagegen noch nicht.

Beziehungen der erworbenen Rotgrünblindheit zu anderen Funktionsstörungen des Sehorgans. Handelt es sich um eine degenerative Sehnervenerkrankung, die einfachste Form einer Leitungsstörung, so geht, wie ich nachweisen konnte, der Grad der progressiven Farbensinnstörung parallel mit der Abnahme der Sehschärfe. Wählt man zum Vergleich die Sehschärfe einerseits, die Rayleigh-Gleichung (am Anomaloskop NAGELS) andererseits, so ergeben sich dafür folgende Beziehungen: Sehschärfe $1,0—\frac{1}{3}$: noch keine merkliche Abweichung von der R-Gleichung. Sehschärfe $\frac{1}{3}—\frac{1}{4}$: die Einstellung des Rotgrünmisches, bei dem Gleichung möglich ist, nimmt zu. Sehschärfe $\frac{1}{4}—\frac{1}{6}$: es wird bereits Grün-Gelb-Gleichung angenommen. Sehschärfe $\frac{1}{6}—\frac{1}{10}$: es wird auch Rot-Gelb-Gleichung angenommen. Diese Beziehung kann sich in den Fällen ändern, bei denen gleichzeitig auch die Netzhaut miterkrankt ist, und ebenso dann, wenn es sich um Herd-erkrankungen im Bereich des Rindenzentrums handelt. In letzterem Falle kommt Farbenblindheit bei normalem Raumsinn vor. Derartige Beobachtungen sind mehrfach beschrieben worden, z. B. in dem Falle von STEFFAN¹. Schwindet bei günstig verlaufendem Sehnervenleiden (z. B. Neuritis) die Funktionsstörung wieder, so kann die Sehschärfe sich früher bessern als die Farbensinnstörung. Über das Verhalten des *Simultankontrastes* liegt eine wichtige Beobachtung TSCHERMAKS² vor, die eine wichtige Stütze dafür bietet, daß als Ort der Wechselwirkung der Sehfeldstellen die zentralen Sehbahnen in Betracht kommen. Bei einer Neuritis des Sehnerven bestand ein zentrales Skotom für alle Farben. Trotzdem erschien ein objektiv grünes Feld im Bereiche des Skotoms in der Kontrastfarbe, wenn der noch farbentüchtigen Umgebung ein farbiges Feld dargeboten wurde.

Vorkommen der erworbenen Rotgrünblindheit. Sie ist die häufigste erworbene Farbensinnstörung und begleitet in mehr oder weniger hohem Grade sämtliche Erkrankungen der Leitungsbahnen des Sehorgans von den inneren Schichten der Netzhaut bis zum Rindenzentrum. Die Natur des Krankheitsprozesses hat auf die Art der Farbensinnstörung, wie ich mich auch an zahlreichen Untersuchungen immer wieder überzeugt habe, keinen Einfluß, höchstens auf ihren

¹ STEFFAN: Beitr. z. Pathol. des Farbensinnes. Graefes Arch. 27 II, 1 (1881). Über einen Fall von *Farbennamenamnesie* berichten GELB, A. u. R. GOLDSTEIN: Physiol. Forschung. 6, 127 (1924).

² TSCHERMAK: Erg. Physiol. 2 II, 726.

Grad. Sie findet sich also in gleicher Weise bei entzündlichen wie bei einfachen atrophischen Prozessen. Fraglich ist noch, inwieweit auch einfache degenerative Vorgänge innerhalb der Schicht der Stäbchen und Zapfen ebenfalls zu der progressiven Rotgrünblindheit führen können. Gelegentlich ist sie auch als vorübergehende Erscheinung bei Blendung beobachtet worden.

4. Die erworbene Blaugelbblindheit.

Die Blaugelbblindheit ist schon seit langem bekannt. STILLING¹, der sie bei Chorioiditis sah, sprach sich noch dahin aus, daß von einer erworbenen Farbensinnstörung keine Rede sein könne, da die Ähnlichkeit mit der angeborenen Blaugelbblindheit zu vollkommen sei. Allmählich ließen die sich häufenden Beobachtungen keinen Zweifel mehr, daß die Blaugelbblindheit eine charakteristische *erworbene* Farbensinnstörung sein kann. Die Erklärung suchte man anfangs in einer Absorption farbiger Strahlen (LEBER²), bis durch KÖNIG³ und später von mir durch spektrale Mischungsgleichungen nachgewiesen wurde, daß es sich um ein „dichromatisches“ Farbensystem handelt.

Das Spektrum wird in der Hauptsache wieder nur in zwei Farben gesehen, Rot und Grün mit einer dazwischenliegenden farblosen Übergangsstelle („neutrale Zone“). Diese liegt etwa bei 575—570 $\mu\mu$, also im Gelb (durch Selbsteinstellung derjenigen Stelle, welche dem Beobachter farblos erschien, fand ich sie in einem Falle im Mittel bei 576 $\mu\mu$ mit etwa 4 $\mu\mu$ Fehler⁴, KÖNIG³ durch Vergleichen mit unzerlegtem Tageslicht in 6 Fällen zwischen 566 und 570 $\mu\mu$). Am langwelligen Ende wird das Spektrum im allgemeinen ebenso weit gesehen wie vom Normalen, am kurzwelligen Ende dagegen erscheint es fast immer stark verkürzt, ich fand das Ende zwischen 440 und 470 $\mu\mu$, so daß eine zweite farblose Zone im Blau in der Regel nicht in Erscheinung tritt. Die Ursache für die Verkürzung ist in der wohl ausnahmslos gleichzeitig vorhandenen Störung der Dunkeladaptation (Nachtblindheit), vielleicht auch in Absorptionserscheinungen zu suchen.

Denn es tritt die erworbene Blaugelbblindheit kaum je völlig rein auf, sondern ist meist mit den eben genannten Störungen verknüpft, zu denen oft auch noch eine mehr oder weniger starke Störung der Rotgrünempfindung hinzutritt.

Dazu gesellt sich häufig noch ein recht charakteristisches „Farbigsehen“, indem auch ungefärbte Flächen gelbgrünlich („Flaschengrün“), bei herabgesetzter Beleuchtung auch in der Komplementärfarbe Blauviolett erscheinen. Die Ursache dieses Phänomens ist noch nicht genügend aufgeklärt, inwieweit physikalische Momente (Absorptionserscheinungen) dabei eine Rolle spielen, mag dahingestellt bleiben. Jedenfalls kommt es auf diese Weise häufig vor, daß Orangegelb nicht nur als rosa bzw. rötlich, sondern auch als lila, bläulich usw. bezeichnet wird, daß Grün von etwa 560 $\mu\mu$ abwärts blau gesehen wird u. a. m. Bei hinzutretender Störung der Rotgrünempfindung kann die farblose Zone im Gelb stark verbreitet sein und sich in das spektrale Grün hineinerstrecken. Die erworbene Blaugelbblindheit unterscheidet sich von der erworbenen Rotgrünblindheit dadurch, daß sie nicht wie diese in merklichem Grade von der Intensität des farbigen Reizes abhängt, sondern ähnlich wie die angeborene Farbenblindheit eine qualitative Farbensinnstörung ist; mit der angeborenen Blaugelbblindheit stimmt sie im wesentlichen überein, soweit nicht das Bild durch die genannten Begleiterscheinungen getrübt ist. Die Ähnlichkeit mit der angeborenen Farbenblindheit zeigt sich auch in dem Verhalten gegenüber der *Lichtmischung*. Die bei der Eichung

¹ STILLING: Beitr. z. Lehre v. d. Farbempfindung. Klin. Mbl. Augenheilk. **14**, Beil.H. (1876).

² LEBER: GRAEFE-SÄEMISCH: Handb. d. Augenheilk. **1876**, 1. Aufl.

³ KÖNIG: Über Blaublindheit. Ges. Abh. z. physiol. Optik **1903**, 396.

⁴ KOELLNER: Die erworbene Violettblindheit usw. Z. Augenheilk. **19**, Erg.-H., 1 (1908).

des Spektrums mittels eines Gemisches aus einem langwelligen und einem kurzwelligen Licht sich ergebenden beiden *Eichwertkurven* entsprechen ziemlich genau denen der angeborenen Blaugelbblindheit (vgl. die Abb. 186, S. 525 mit Abb. 189, S. 527) und damit auch in Form und Lage ziemlich genau den Kurven des langwelligen Eichlichtes bei den beiden Formen der angeborenen Rotgrünblindheit.

Läßt man bei der erworbenen Blaugelbblindheit die *Rayleigh-Gleichung* einstellen, so wird in der Mehrzahl der Fälle das Rotgrünmischungsverhältnis, das der Normale zur Gleichung benutzt, abgelehnt; statt dessen wird beträchtlich mehr Rot zur Gleichung verlangt (KOELLNER¹), wenn auch meist nicht ganz soviel wie seitens des Protanomalen. Die Ursache für diese Erscheinung ist noch nicht völlig aufgeklärt, doch muß man in erster Linie an Absorptionswirkung innerhalb der Netzhaut denken. Diese vermehrte Rotbeimischung zur Gleichung ist so charakteristisch, daß sie geradezu diagnostisch verwendet werden kann.

Entsteht eine erworbene Blaugelbblindheit bei angeborener Rotgrünblindheit, so schwindet damit an der betreffenden Netzhautstelle jegliche Farbenempfindung, d. h. es resultiert hier eine totale Farbenblindheit (S. 524).

Vorkommen der erworbenen Blaugelbblindheit. Die Farbensinnstörung ist bisher bei Netzhauterkrankungen mit Beteiligung der Neuroepithelschicht beobachtet worden, und zwar, wie ich nachgewiesen habe, bemerkenswerterweise nur bei *transudativen bzw. exsudativen Vorgängen*¹. In dieser Hinsicht ist sie für die klinische Diagnostik von Bedeutung, denn sie kann auch dann nachweisbar sein, wenn die Augenspiegeluntersuchung noch oder bereits wieder normale Verhältnisse erzielt. Die Haupterkrankungen, die als Ursache in Betracht kommen, sind die Netzhautablösung sowie alle Formen frischer Netzhaut- und Aderhautentzündung, soweit bei letzterer die Netzhaut mitbeteiligt ist. Infolgedessen ist die Blaugelbblindheit eine sehr häufige Funktionsstörung. Freilich eignen sich für eine eingehende Untersuchung nur diejenigen Fälle, bei denen die Fovea centralis mitbetroffen ist und die Sehstörung noch nicht zu weit fortgeschritten ist. Wiederherstellung normaler Farbenempfindung ist häufig.

E. Auf Grund von Beobachtungen am Spektrum und Anomaloskop, sowie Untersuchungen des Gesichtsfeldes glaubt VERREY² auch bei einigen Fällen reiner Opticusschädigung erworbene Störungen *vorwiegend* des Blaugelbsinnes gefunden zu haben. Die mitgeteilten Untersuchungen sind aber nicht genügend weit durchgeführt, um die vielseitigen und zum Teil mit spektralen Eichungen umfangreicher Spektralbezirke erhärteten Erfahrungen anderer Forscher, denen sie widersprechen, ohne weitere Bestätigungen erschüttern zu können.

5. Die Chromatopsie.

Unter Chromatopsie faßt man diejenigen Störungen zusammen, bei denen das Sehfeld ganz oder teilweise mit einer bestimmten Farbe getönt gesehen wird, und zwar auch diejenigen Sehdinge, welche sonst farblos erscheinen. Dabei handelt es sich jedoch nicht um eine Reduktion des Farbensinnes in ein einfARBiges oder nahezu einfARBiges Sehen (gleichsam in eine totale Farbenblindheit mit Tönung). *Vielmehr tritt die geschene Farbe entweder als etwas Neues hinzu, bzw. die Sehweise gleicht derjenigen, wenn man durch ein farbiges Glas hindurch-*

¹ KOELLNER: Z. Augenheilk. **19**, Erg.-H., 1 (1907) — ferner: Erworbene Violettblindheit und ihr Verhalten gegenüber spektralen Mischungsgleichungen. Z. Sinnesphysiol. **42**, 281 (1907). Vgl. auch: CONKA, FR., Biol. Listy. **13**, 360 (1927) Ref. Zentralbl. f. Ophth. **19**, 650.

² VERREY, A.: Arch. d'Ophth. **43**, 612, (1926) und **39**, Congr. d. soc. franç. d'Ophth. Paris (1926).

sieht. Dabei ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß sich die Chromatopsie zu einer bereits bestehenden angeborenen oder erworbenen Farbenblindheit hinzugesellt. Wir sahen ja schon, daß z. B. die erworbene Blaugelbblindheit häufig mit „Grünsehen“ verknüpft ist. Auch mit totaler Farbenblindheit vereint ist schon Chromatopsie beobachtet worden¹.

Die Ursachen für die Chromatopsie sind sehr mannigfaltige. Teils handelt es sich um rein physikalische Absorptionserscheinungen (vgl. S. 522ff.), teils um innere Reizvorgänge. Auf der einen Seite ist die Abgrenzung gegenüber noch physiologischen Erscheinungen, auf der anderen Seite gegenüber den Gesichtshalluzinationen nicht scharf vorzunehmen. Je nach dem Farbenton pflegt man von Rot-, Gelb-, Grün-, Blausehen usw. zu sprechen, wobei natürlich alle Übergänge möglich sind.

Häufig werden dabei die dunklen Teile des Sehfeldes in der Gegenfarbe zu derjenigen gesehen, in welcher die hellen getönt erscheinen, z. B. beim Rotsehen infolge Blendung (s. unten), beim Grünsehen bei Blaugelbblindheit (S. 529), beim Hellsehen im Santoninrausch.

Eine besondere physiologische Bedeutung kommt dem Farbigsehen, wenigstens nach unseren jetzigen Kenntnissen nicht zu. Ich kann mir daher ein Aufzählen der bisherigen Beobachtungen um so eher versagen, als ich in meiner Monographie über „die Störungen des Farbensinnes“ das Thema eingehender behandelt habe und von HILBERT eine rein kasuistische, sehr vollständige Zusammenstellung existiert². Die charakteristische Chromatopsie nach Santoninvergiftung wird später erwähnt werden. Von den übrigen Formen beansprucht, soweit sie nicht an anderer Stelle schon gestreift wurden (S. 523 u. S. 529), ein größeres Interesse *das Rotsehen infolge Blendung*, letzteres soll im folgenden kurz beschrieben werden.

Rotsehen infolge Blendung (Blendungserythropsie).

Das Blendungsrotsehen ist eine sehr häufige Erscheinung, die in jedem normalen Auge auftreten kann, wenn die Augen von einer ungewöhnlich großen Lichtmenge getroffen werden. Ihre Entstehung wird daher begünstigt, wenn z. B. grelles Licht von unten her in das Auge fällt (Schneefläche), so daß Augenlider und Schutzmittel gegen Lichteinfall versagen, ferner wenn die Pupille künstlich erweitert oder wenn die Augenlinse fehlt. Nach Staroperationen bildet es daher eine sehr häufige Erscheinung. Vielleicht spielen auch besondere nervöse Erregungszustände eine begünstigende Rolle³.

Die Annahme, daß es hauptsächlich die ultravioletten Strahlen sind, welche das Rotsehen bedingen, hat sich nicht aufrechterhalten lassen. VOGT⁴ hat nachgewiesen, daß auch nach deren völliger Ausschaltung die sichtbaren Strahlen allein genügen, um die Erythropsie zu erzeugen. Andererseits vermag ultraviolette Strahlung allein das Rotsehen nicht zu erzeugen (BIRCH-HIRSCHFELD⁵). Es soll übrigens nach VOGT auch durch rotfreies Licht entstehen können und beim Ausschalten der grünen Strahlen ausbleiben.

In ihrer Entstehungsweise kann sich die Erythropsie auf diejenigen Teile der Netzhaut beschränken, welche dem Lichte besonders ausgesetzt waren, d. h.

¹ ALTER: Monochromatopsie u. Farbenblindheit. Neur. Zbl. **1903**, 290.

² HILBERT: Die Pathologie des Farbensinnes. Vossius' Samml. zwangl. Abh. **2**, H. 1 (1897) — ferner Klin. Mbl. Augenheilk. **45**, 518 (1907); **46** I, 256 (1908); **47** II, 220 (1909).

³ Literatur bei KOELLNER: Störungen d. Farbensinnes. Berlin: S. Karger 1912, und vor allem bei WYDLER: Z. Augenheilk. **27** (1912).

⁴ VOGT: Heidelberger Ophth. Ges., Ber. üb. 35. Versamml. 1908.

⁵ BIRCH-HIRSCHFELD: Graefes Arch. **58** (1904).

sie kann einseitig bleiben, wenn z. B. das eine Auge aus irgendeinem Grunde geschützt war, oder es braucht nur die Hälfte des Gesichtsfeldes befallen zu sein usw. Die Farbe wird meist als purpurrot bzw. rosa angegeben, doch kann sie auch in Zinnoberrot, Orange, selbst Gelb übergehen¹. Auch im Höhestadium des Rotsehens werden die Farben der Gegenstände durch das Rot hindurch fast stets noch erkannt, ebenso am Spektrum, nur die Gegend des dazu komplementären Grün kann nahezu farblos erscheinen. Alle dunklen Teile im Gesichtsfeld werden dabei fast immer in der Kontrastfarbe Grün gesehen; die Erythropsie ist übrigens nicht im ganzen Gesichtsfeld gleichmäßig stark, sondern am lebhaftesten in einer exzentrischen Zone von ca. 10° und nimmt nach dem Fixierpunkt hin ebenso wie nach der äußersten Peripherie an Lebhaftigkeit wieder ab (FUCHS¹), zeigt also eine ähnliche regionäre Verschiedenheit wie die Adaptationsfähigkeit der Netzhaut. Das hängt aber wahrscheinlich nur damit zusammen, daß die Beobachtung meist nach Eintritt in dunkle Räume, also in einem Zustand gewisser Dunkeladaptation vorgenommen wurde. Bei Rotgrünblinden wurde statt des Rotsehens Hellsehen beobachtet (BEST und HAENEL²).

E. CARSTEN³ beobachtete bei einem seit sechs Wochen nachtblinden Patienten Erythropsie im Dämmerlicht, Xanthopsie bei Tageslicht — wahrscheinlich infolge mangelhafter Ernährung (A-Vitamin war therapeutisch wirksam).

Die Entstehung des Rotsehens ist m. E. noch immer nicht befriedigend erforscht. Auf die zahlreichen Theorien, die geäußert worden sind, kann hier nicht näher eingegangen werden. Interessenten seien auf die Arbeit WYDLERS⁴ verwiesen. Die Ansicht FUCHS', daß es sich um ein Sichtbarwerden des Sehpurpurs handelt, kann wohl kaum aufrechterhalten werden. Die Ansicht VOETS und WYDLERS, daß die Erscheinung mit der Rotphase des Blendungsnachbildes identisch ist, hat am meisten für sich.

6. Pharmakologische Beeinflussung des Farbensinnes.

In der Literatur finden sich zahlreiche Angaben über Störungen der Farbenempfindung und über Farbsehen im Gefolge von Vergiftungen. Ihre Bedeutung steht nahezu im umgekehrten Verhältnis zu der Zahl der Beobachtungen. Nur sehr selten ist die Art der Farbensinnstörungen eingehender und mit ausreichender Versuchsanordnung geprüft worden. Ein großer Teil fällt überdies unter die erworbene Rotgrünblindheit (s. d.), indem die Intoxikation zu einer Erkrankung der Leitungsbahnen (z. B. Sehnervenerkrankung bei Alkohol- und Tabakvergiftung!) geführt hat, oder gehört bereits den Halluzinationen an. Von größerem Interesse sind dagegen die Angaben über gesetzmäßige Beeinflussung des Farbensinns durch bestimmte Stoffe, vor allem die Angaben über Steigerung bzw. Herabsetzung der Farbenempfindung, sowie die charakteristische und geradezu spezifische Veränderung des Farbsehens, wie sie uns bei der Vergiftung mit Santonin und verwandten Stoffen entgegentritt, Veränderungen, die wiederholt zur Grundlage für theoretische Erörterungen über den Aufbau des Farbensinns gemacht worden sind.

Die experimentelle Steigerung der Farbenempfindung.

Dem *Strychnin* wird seit langem eine die Sehleistungen steigernde Wirkung zugeschrieben, und es ist bekannt, daß man sich früher dieser Wirkung auch

¹ FUCHS: Graefes Arch. **42** IV, 207 (1896). — v. REUSS: Arch. Augenheilk. **62**, 113 (1908) u. a.

² BEST u. HAENEL: Klin. Mbl. Augenheilk. **45**, Beil., 88 — Münch. med. Wschr. **1907**, 2504.

³ CARSTEN, E.: Acta ophthalm. **5**, 88 (1927).

⁴ WYDLER: Z. Augenheilk. **27** (1912).

therapeutisch bedient hat. Die Angaben erstrecken sich im allgemeinen darauf, daß die Gesichtsfeldgrenzen für farbige Objekte hinausrücken, die Schwellen für die Farbenempfindung im peripheren Sehen also sinken, und daß im Einklang damit auch die Unterschiedsempfindlichkeit für Lichter verschiedener Wellenlänge verschärft ist (z. B. DREHER¹), ebenso endlich, daß die Dunkeladaptation des Sehorgans erhöht ist. Die Verhältnisse liegen für das normale Auge noch recht unklar, das geht schon daraus hervor, daß LÖWENSTEIN-BRILL² z. B. jeden Einfluß auf die Dunkeladaptation vermißt, wenn abwechselnd Kochsalz und Strychninlösung injiziert wurde, ohne daß auch dem Untersucher oder der Versuchsperson bekannt war, was jedesmal zur Injektion benutzt wurde. Nach SWINDLE³ vermindert Strychnin die Reizbarkeit der Sehelemente.

Skeptisch darf man wohl vorerst auch den Befunden gegenüberstehen, wie sie SCHULZ mit *Digitalis* und *Alkohol*⁴ erhoben hat: daß nämlich durch kleine Dosen die Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede bestimmter homogener Lichter (Grün bzw. Grün und Rot) gesteigert, durch stärkere Dosen dagegen herabgesetzt wird, im Sinne des SCHULZ-ARNDTSchen Gesetzes. Von anderer Seite konnte jedenfalls der Einfluß von *Digitalis* nicht bestätigt werden (BOHNENBERGER⁵).

Immerhin soll eine gewisse Beeinflussung der Farbenempfindung auf pharmakologischem Wege damit keineswegs geleugnet werden. Beobachtungen bei Farbenschwachen bzw. anomalen Trichromaten (WÖLFFLIN⁶) haben in neuerer Zeit wieder wahrscheinlich gemacht, daß in der Tat die Schwellen für die Farbenempfindung nach Strychnin und auch nach Coffeingenuß vorübergehend sinken können. Daß sie bei den Farbenschwachen überhaupt schwanken und nicht immer gleiche Höhe haben, hat wohl schon jeder Untersucher beobachtet. Man wird hier vor allem auch an den Einfluß der Blutzirkulation denken müssen. Daß freilich auch gerade bei den Farbenschwachen die Suggestion bei der Schwierigkeit einer zahlenmäßigen Bestimmung ihrer Farbenschwellen schwer auszuschalten ist, braucht kaum erwähnt zu werden.

Die Farbenempfindung nach Einnahme von Santonin, Pikrinsäure und bei Ikterus⁷.

Als Dosis, nach welcher die charakteristische Farbensinnstörung auftritt, kann bereits 0,1 g santoninsaures Natron genügen. Individuelle Unterschiede bestehen natürlich. Nach 0,5 g tritt die Störung nach etwa 10–15 Minuten auf und pflegt mehrere Stunden anzuhalten. In einem Falle hielt das Gelbsehen übrigens nach 0,1 g 37 Tage an (YANIAGUCKI⁸).

Die Farbensinnstörung äußert sich ziemlich übereinstimmend in einem *Gelbsehen*: Farblose helle Gegenstände, wie Fenster, Papier u. dgl., nehmen einen grünlichgelben Farbenton an, während die dunklen Teile z. B. violett werden, d. h. komplementärfarben erscheinen.

Der gelbe Farbenton entspricht nach KÖNIGS⁹ Beobachtungen ungefähr einer Wellenlänge von 570–563 $\mu\mu$. In seiner Intensität kann er schwanken. Das Violettsehen der dunklen Sehdinge wird offenbar in sehr verschiedenem Grade wahrgenommen. Bei herabgesetzter Beleuchtung kann es sehr deutlich

¹ DREHER: Arch. f. exper. Path. **33**, 251.

² LÖWENSTEIN-BRILL: Graefes Arch. **101**, 67 (1920).

³ SWINDLE: Amer. J. physiol. Opt. **6**, 3 (1925).

⁴ SCHULZ: Pflügers Arch. **163**, 511; **164**, 264 (1916).

⁵ BOHNENBERGER: Z. exper. Med. **11**, 138 (1920).

⁶ WÖLFFLIN: Klin. Mbl. Augenheilk. **69**, 205 (1922).

⁷ Literaturzusammenstellung s. auch LEWIN-GUILLEMY: Die Wirkungen von Arzneimitteln und Giften auf das Auge, 2 Bde. Berlin 1905.

⁸ YANIAGUCKI: Klin. Mbl. Augenheilk. **51**, 46 (1913).

⁹ KÖNIG: Zbl. Augenheilk. **1888**, 353.

werden. So berichtet SCHÖN¹ über einen Beobachter, der in der Dämmerung alles wie in violettes Licht getaucht sah.

Anfänglich soll nach KNIES² auch an hellen Sehdingen Violettsehen auftreten, jedoch hat die Mehrzahl der Forscher davon nichts wahrnehmen können, obschon zum Teil besonders darauf geachtet wurde (KÖNIG³, NAGEL⁴ u. a.).

Selbst im Zustande höchster Santoninwirkung wird die Farbenempfindung niemals in ein monochromatisches oder auch nur dichromatisches System verwandelt. Es entspricht keiner der bekannten Typen angeborener oder erworbener Farbenblindheit, vielmehr hat es eine gewisse Ähnlichkeit mit den Absorptionserscheinungen, wie sie beim Blicken durch ein grünlichgelbes Uranglas auftreten. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß sich das Gelbsehen einfach auf physikalische Weise erklären läßt. Über Einzelheiten des Farbensehens geben die zahlreichen Selbstbeobachtungen der Autoren Aufschluß.

a) *Beobachtungen von Personen mit normalen Farbensinn* (HELMHOLTZ, KÖNIG, ROSE⁵, NAGEL⁶, SIVÉN⁷, VAUGHAN⁸ u. a.). Der Versuch, mit Hilfe einer Zweilichtermischung ein dichromatisches Sehen nachzuweisen, gelang stets nur unvollkommen bei herabgesetzter Beleuchtung. Im allgemeinen ist im Spektrum eine Verkürzung am violetten Ende nachweisbar. KNIES⁹ beobachtete während allgemeinen Violettsehens auch eine Verlängerung am kurzwelligen Ende. Das Hellsehen ist übrigens in der Macula geringer ausgeprägt als im peripheren Sehen (SIVÉN, VAUGHAN), obwohl es nirgends völlig fehlt (NAGEL).

b) *Beobachtungen bei angeborenen Farbenblinden* (RÄHLMANN¹⁰ und NAGEL, s. oben) haben ebenfalls ergeben, daß das Farbsehen stets dichromatisch bleibt und nicht etwa zu einem monochromatischen wird. Im Spektrum wurde dabei die „warme“ (langwellige) Hälfte auch farblos gesehen, „die kalte“ (kurzwellige) blieb blau.

Die *Dunkeladaptation* endlich bleibt nach den Ergebnissen der meisten Forscher normal (SIVÉN, KNIES, VAUGHAN).

Nach *Einnahme von Pikrinsäure* hat HILBERT¹¹ bei sich selbst vorübergehend Gelbsehen erzeugt, das, soweit die kurze Mitteilung erkennen läßt, im wesentlichen die gleichen Erscheinungen darbot, nur etwas schwächer war.

Ähnlichkeit mit der Santoninintoxikation hat auch das *Gelbsehen bei Ikterus*. Auch hier tritt kein dichromatisches Sehen auf; das Spektrum hört am kurzwelligen Ende früher auf, je nach dem Grade der Störung, im Blau oder gar schon im Grün. Nicht ohne Einfluß hierauf ist wohl eine Herabsetzung der Dunkeladaptation, wie sie Lebererkrankungen nicht selten begleitet (Beobachtungen von ROSE¹², SIVÉN¹³, HIRSCHBERG¹⁴ u. a.).

Über die *Ursache* des Gelbsehens im Santoninrausch ist viel diskutiert worden. Ursprünglich nahm man eine rein physikalische Ursache (Absorption) an. Später wurden physiologische Erklärungen bevorzugt, z. B. Reizung bzw. Lähmung einer hypothetischen Violettkomponente. Es kann hier auf diese in die Theorien des Farbensinnes weit hineinführenden Er-

¹ SCHÖN: Die Lehre vom Gesichtsfelde. Berlin: Hirschwald 1874.

² KNIES: Arch. Augenheilk. **37**, 252 (1898).

³ KÖNIG: Zbl. Augenheilk. **1888**, 353.

⁴ NAGEL: Z. Psychol. u. Physiol. **27**, 267.

⁵ ROSE: Virchows Arch. **19**, 522; **20**, 245 (1860).

⁶ NAGEL: Z. Psych. u. Phys. **27**, 267.

⁷ SIVÉN: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **14**, 196.

⁸ VAUGHAN: Z. Sinnesphysiol. **41**, 399 (1907).

⁹ KNIES: Arch. Augenheilk. **37**, 252 (1898).

¹⁰ RÄHLMANN: Ztschr. f. Augenh. **2**, 315 (1899).

¹¹ HILBERT: Zbl. Augenheilk. **1885**, 70.

¹² ROSE: Virchows Arch. **30**, 442, 864.

¹³ SIVÉN: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **19** (1907).

¹⁴ HIRSCHBERG: Berl. klin. Wschr. **1885**, Nr 23.

klärungen nicht eingegangen werden. Den Anlaß zu dem Umschwung in den Ansichten bildete in der Hauptsache die Erfahrung, daß es nicht gelang, eine genügende Gelbfärbung der brechenden Medien bzw. der Netzhaut nachzuweisen (s. hierüber bei LEWIN-GUILLERY), und daß die HELMHOLTZsche Farbensintheorie mit der Rot-, Grün- und Violett Komponente damals im Vordergrund des Interesses standen. Die Ansichten sind auch heute noch nicht geklärt. Doch sollte man mit einer strikten Ablehnung einer physikalischen Erklärung, also des Einflusses des gelben Farbstoffes auf die Netzhaut, noch vorsichtig sein. Wie gering die Anwesenheit eines solchen, z. B. im Bereich der peripheren Elemente selbst sein kann, um sich bemerkbar zu machen, wissen wir nicht. Wird doch andererseits dem Sehpurpur, dessen Nachweis beim Menschen so schwierig ist, gerade eine entscheidende Rolle eingeräumt. Zu bedenken ist immerhin die Ähnlichkeit der Erscheinungen mit reinen Absorptionserscheinungen und vor allem die Tatsache, daß es sich bei Santonin, Pikrinsäure und Galle in gleicher Weise um gelbe Farbstoffe handelt, die zu einer Tinktion des Gewebes zu führen vermögen.

Photochemisches zur Theorie des Farbensehens.

Von

FRITZ WEIGERT

Leipzig.

Zusammenfassende Darstellungen.

EDER, J. M.: Geschichte der Photographie 1905, S. 441 (Direkte Farbenphotographie). — HELMHOLTZ, H. v.: Handb. d. physiol. Optik **2**, 1911 (Farbentheorien). — PARSONS, Sir HERBERT: An Introduction to the study of Colour Vision. Cambridge 1924. — NAGEL, W.: Handb. d. Physiol. des Menschen **3** (Duplizitätstheorie, Farbentheorien). — WIENER, O.: Über Farbenphotographie und verwandte naturwissenschaftliche Fragen. Leipzig 1909.

Die Empfindungen, welche durch den Eintritt von Strahlung in das Auge hervorgerufen werden können, werden im allgemeinen als „*Lichtempfindungen*“ bezeichnet. Aus den verschiedenartigen bekannten Strahlenarten, dem „gesamten Spektrum“, kann nur ein ziemlich kleiner Bereich eine Lichtempfindung im Auge auslösen. Er wird als „*sichtbares Licht*“ von den „unsichtbaren“ Strahlen unterschieden. Auch sie können Wirkungen im Auge ausüben. Diese, ebenso wie die durch extrem starkes sichtbares Licht hervorgerufenen Schmerzempfindungen, sollen jedoch in diesem Abschnitt nicht behandelt werden. Dasselbe gilt für solche „Lichtempfindungen“, welche nicht durch Licht, sondern durch andere Ursachen: Druck, elektrische Ströme hervorgerufen werden, sowie für die psychischen und suggestiven Lichtempfindungen, wie sie in licht- und farbenreichen Träumen bekannt sind.

Die hier zu betrachtenden Lichtempfindungen sind also als eine direkte Folgeerscheinung des Eintritts von sichtbarem Licht in das Auge zu betrachten. Nach unseren heutigen Kenntnissen muß man annehmen, daß das Licht eine komplizierte Reihe von physikalischen, chemischen, physiologischen und psychischen Folgeprozessen einleitet, die schließlich als Licht- und Farbenempfindung zum Bewußtsein kommen. Ein Einblick in diesen Zwischenmechanismus ist bis jetzt noch nicht möglich gewesen, er ist also vollkommen hypothetisch. Das einzige, was bekannt ist, ist die Beobachtung, daß ein mehr oder weniger direkter Parallelismus zwischen den Eigenschaften der ins Auge eintretenden Strahlungen und unseren Lichtempfindungen besteht. Und die Aufklärung dieser Beziehungen bildet den Inhalt der verschiedenen „*Seh-*“ und „*Farbentheorien*“.

Das erste Glied des Gesamtmechanismus besteht nun mit Sicherheit in dem Verschwinden der Lichtstrahlung als solcher, denn die Erfahrungen der physikalischen Optik lehren, daß eine Strahlungswirkung gleichbedeutend ist mit der Umwandlung von Strahlungsenergie in andere Energieformen. Weiter wissen wir aber aus der modernen Quantenoptik, daß bei einer solchen Umwandlung, welche beim Eintritt der Strahlung in Atome und Moleküle stattfindet, ihre

Eigenart, die in einem periodischen Wechsel des elektromagnetischen Zustandes des Äthers besteht, vernichtet wird, während gleichzeitig die Energie der Atome oder Moleküle, welche die Strahlung aufnehmen oder „absorbieren“, vergrößert wird.

Wie dieser Übergang stattfindet, ist unbekannt. Man weiß nur nach PLANCK, EINSTEIN und BOHR, daß der Energiezuwachs $E_2 - E_1$ eines Strahlung absorbierenden Elementarsystems proportional der Frequenz ν oder umgekehrt proportional der Wellenlänge λ der absorbierten Strahlung ist:

$$E_2 - E_1 = h\nu = h \frac{c}{\lambda}.$$

Der Proportionalitätsfaktor h ist das PLANCKsche „elementare Wirkungsquantum“. Das absorbierende „Elementarsystem“ kann ein einzelnes Atom, Molekül oder eine Molekulargruppe sein, oder aus zwei benachbarten derartigen Einzelteilchen bestehen. Die mit der Aufnahme des Energiequantums $h\nu$ verknüpfte Veränderung des Elementarsystems besteht in einer Veränderung der Bahnen von Elektronen und Atomkernen, aus denen alle Stoffe bestehen oder in ihrer vollkommenen Lostrennung. Die Eigenschaften des Elementarsystems werden dadurch vollkommen verändert, es findet eine „chemische“ Umwandlung statt, die es im allgemeinen ausschließt, daß das Elementarsystem unmittelbar nach der Absorption noch einmal dieselbe Frequenz absorbiert¹.

Ein solcher durch Lichtabsorption bewirkter chemischer, also ein „photochemischer“ Elementarprozeß, muß auch im Auge den Mechanismus einleiten, der schließlich zu einer Licht- und Farbenempfindung führt. Die obige Gleichung sagt aber aus, daß die Energieveränderung bei dem durch die Lichtabsorption im Auge verursachten photochemischen Elementarprozeß je nach der Frequenz ν der absorbierten Strahlung verschieden ist. Andererseits bringen nun Lichter verschiedener Frequenz ν oder Wellenlänge λ in unserem Bewußtsein die Empfindung verschiedener Farben hervor. Jeder Strahlenart des sichtbaren Spektralgebietes entspricht also eine Lichtempfindung, welche ganz spezifisch von jeder durch andere Frequenzen hervorgerufenen verschieden ist. So wirkt ein Rot auf unser Bewußtsein qualitativ anders als ein Gelb oder Grün, und es ist nicht möglich, abgesehen unter Mitwirkung der Phänomene, welche durch den *Simultan-* oder *Sukzessivkontrast* bewirkt werden, durch quantitative Intensitätsveränderungen der wirkenden Lichter die eine Farbenempfindung in eine andere zu verwandeln. Ebenso wenig ist es möglich, den photochemischen Elementarprozeß, der durch Licht einer Frequenz ν_1 hervorgerufen wird, durch irgendeine andere Frequenz ν_2 auszulösen, die vielleicht mit etwas größerer Stärke einwirkt. Die Parallelität der Anfangserregung und Endempfindung deutet daher an, daß auch während der hypothetischen Zwischenvorgänge die streng qualitative Spezifität des erregenden Elementarprozesses nicht verlorengeht.

Die Tatsache, daß uns Licht verschiedener Wellenlänge in verschiedenen „Farben“ erscheint, ist also sehr eng verknüpft mit unseren heutigen Vorstellungen über die Natur der primären photochemischen Elementarprozesse, zu denen die moderne physikalische Quantenoptik führt, und es scheint durchaus im Bereich der Möglichkeit zu liegen, daß spätere Forschungen eine viel engere Verknüpfung des Beginns und des Endes des Schaktes erweisen werde, als unsere heutigen Kenntnisse erwarten lassen.

¹ Wenn sich das Ausgangssystem unter Verlust des absorbierten Energiequants wieder zurückbildet oder auf andere Weise regeneriert wird, kann die entsprechende Lichtart wieder absorbiert werden.

Die früheren „klassischen“ Vorstellungen über den Mechanismus der Lichtabsorption und der chemischen Wirkungen des Lichtes konnten nur mit Hilfe komplizierter Verknüpfungen qualitativ verschiedene Wirkungen von Licht verschiedener Wellenlänge verständlich machen, weil die früheren Beobachtungen in einfachen lichtempfindlichen Systemen fast ohne Ausnahme ergaben, daß bei einer photochemischen Reaktion in verschiedenfarbigem Licht immer dasselbe Reaktionsprodukt entsteht und daß nur seine Menge je nach der Farbe des wirkenden Lichtes veränderlich ist. Das bekannteste Beispiel hierfür ist die Photographie eines Spektrums auf einer gewöhnlichen Bromsilber-Gelatineplatte. An allen Stellen des Spektrumnegativs, die den verschiedenen Strahlenarten entsprechen, ist nach der Entwicklung lediglich schwarzes metallisches Silber in der Schicht abgeschieden, und in dem photographischen Spektrumbild können wir mit keinem Mittel, außer durch Längenmessungen auf der Platte, feststellen, welcher Strahlenart die einzelnen Stellen ihre Entstehung verdanken. Die Wirkung der verschiedenen Strahlungen ist *unspezifisch* und nur quantitativ zu unterscheiden.

Der Vergleich der Photographie mit den Vorgängen im Auge ist besonders naheliegend, wenn man den dioptrischen Apparat des Auges mit der photographischen Kamera und die Retina mit der photographischen Aufnahmeplatte in Beziehung bringt. Der Sehakt ist schematisch nichts anderes als die Fähigkeit des Organismus, das in der Retina entstandene reelle Bild der Außenwelt unmittelbar bei der Entstehung zu empfinden. Die zeitlich korrekte Veränderung dieser Empfindung mit dem Wechsel des Bildes auf der Retina kommt als „Bewegung“ zum Bewußtsein, und das Studium der Abweichungen von der korrekten zeitlichen und geometrischen Parallelität zwischen dem reellen Bild auf der Retina und der Empfindung, die experimentell zu untersuchen sind, ist die physiologische und psychologische Grundlage aller Sehtheorien.

Der Mechanismus einer photographischen Aufnahme ist ein, allerdings sehr unvollkommenes Modell der Einleitung des Sehaktes. Die Unvollkommenheit liegt einerseits in der Unmöglichkeit, mit derselben photographischen Aufnahmeschicht schnell wechselnde Bilder festzuhalten¹, andererseits in der Tatsache, daß die normale photographische Reproduktion einfarbig ist.

Die Verfahren zur Herstellung von Photographien in natürlichen Farben können nun als Modelle für die Farbentheorien dienen. Von solchen kommen für den Vergleich mit den Vorgängen in der Retina nur die *direkten* Methoden der Farbenphotographie in Frage: die Farbenphotographie mit Hilfe von „*stehenden Lichtwellen*“, das „*Ausbleichverfahren*“ und die „*Farbenanpassung*“. Sie sollen im folgenden kurz besprochen und auf ihre Brauchbarkeit zur Förderung unserer Kenntnisse über den Sehakt diskutiert werden.

Die Farbenphotographie mit *stehenden Lichtwellen*, welche auf den Beobachtungen von ZENKER, LIPPMANN und WIENER² beruht, macht es möglich, jede beliebige Farbe, sowohl eine Spektralfarbe als eine Mischfarbe in einer Halogensilber enthaltenden photographischen Schicht trotz der *unspezifischen* Natur

¹ Die komplizierteren Verfahren der Telegraphie von Bildern mit Hilfe von lichtelektrisch empfindlichen Aufnahmezellen in einem „Fernseher“ würde ein äußerlich besseres Modell darstellen.

² ZENKER, W.: Versuch einer Theorie der Farbenperzeption. Arch. mikrosk. Anat., herausgeg. v. M. SCHULTZE, 3, 248 (1867). — Vgl. auch E. MINKOWSKI: Z. Sinnesphysiol. 1913, 211. — ZENKER, Lehrb. d. Photochromie, Neuausgabe, Braunschweig 1900. — LIPPMANN: C. r. 112, 274 (1891). — LEHMANN, H.: Beiträge zur Theorie und Praxis der direkten Farbenphotographie mittels stehender Lichtwellen nach LIPPMANN'S Methode. Freiburg i. B. 1906. — WIENER, O.: Wied. Ann. 55, 225 (1895).

des photochemischen Vorgangs wiederzugeben und dauernd festzuhalten. Dies wird auf folgende Weise erreicht:

Die photographische Bromsilber-Gelatineschicht, welche möglichst durchsichtig hergestellt wird, wird mit einer spiegelnden Quecksilberoberfläche in direkten Kontakt gebracht. Wenn man sie jetzt von der Glasseite mit farbigem, z. B. gelbem Natriumlicht bestrahlt, das einer Wellenlänge von 0,000589 mm entspricht, dann kommt die reflektierte Welle mit der auffallenden zur Interferenz, und es bilden sich „stehende Wellen“ aus, in denen in Abständen von je einer halben Wellenlänge Auslöschung und Verstärkung der Energie stattfindet. Das Bromsilber wird nicht in der ganzen Dicke der Schicht gleichmäßig verändert, wie es ohne den Spiegel der Fall wäre, sondern nur in parallel zum Spiegel angeordneten Schichten, die den Orten der maximalen Energie der stehenden Welle entsprechen. Bei der Entwicklung, welche durch bestimmte Mittel so geleitet wird, daß sich das Silber in weißer, spiegelnder Form abscheidet, entstehen parallele spiegelnde, feine Silberschichten in Abständen von etwa 0,000294 mm. Wenn man eine solche Schicht in weißem Licht betrachtet, hat nach der Reflexion an diesem regelmäßigen Schichtenspiegel nur die Strahlung der Wellenlänge 0,000589 mm eine merkliche Intensität, während alle anderen Wellenlängen durch Interferenz ausgelöscht werden, und der Spiegel erscheint in derselben gelben Farbe wie das primär einwirkende Licht.

Dasselbe gilt für jede beliebige andere Spektralfarbe, für die die Bromsilberschicht überhaupt empfindlich ist, und im Prinzip auch für jedes aus verschiedenen Spektralfarben zusammengesetzte gemischte Licht, während im Versuch selbst durch die endliche Dicke der Silberspiegelschichten der Reinheit und Richtigkeit bei der Wiedergabe von Mischfarben eine Grenze gesetzt ist.

Es werden gewissermaßen die stehenden Wellen selbst als Schichten in verschiedenem Abstand photographiert. Von ZENKER wurden diese physikalischen Beobachtungen auf die Vorgänge in der Retina übertragen unter der Annahme, daß die stehenden Lichtwellen durch Reflexion an der Pigmentepithelschicht entstehen. Die morphologischen und reflektierenden Eigenschaften der Außenschichten der Retina sind jedoch nach unseren physikalischen Erfahrungen für die Bedingung zum Auftreten von Interferenzen durch Reflexion so ungünstig, daß solche spezifischen mit der Wellenlänge des einfallenden Lichtes variierende Schichtenbildungen nicht als die Einleitung des Sehvorganges angenommen werden können.

Sehr viel brauchbarer für diesen Zweck ist das Prinzip der *Farbenphotographie nach dem Ausbleichverfahren*¹. Die Grundlage dieses Verfahrens, welches zuerst von WIENER vorgeschlagen wurde, ist die Erfahrungstatsache, daß es möglich ist, jeden beliebigen Farbenton durch Mischung von drei farbigen Grundfarben in verschiedenen Mengenverhältnissen herzustellen. Dies kann unter Verwendung der bekannten Ausbleichung „unechter“ Farbstoffe zur direkten Herstellung farbiger Bilder verwertet werden. Um den Mechanismus, der im Ausbleichverfahren schließlich zu einem farbigen Bild führt, zu übersehen, muß kurz auf die photochemischen Eigenschaften der Farbstoffe eingegangen werden.

Ein Stoff oder ein Gemisch erscheint im auffallenden oder durchfallenden weißen Licht gefärbt, wenn er die verschiedenen Strahlenarten in quantitativ verschiedener Weise absorbiert. Wenn er z. B. nur rotes Licht absorbiert, besteht der von dem betreffenden System reflektierte oder durchgelassene Teil des auffallenden weißen Lichtes nur aus grünen, blaugrünen und blauen Strahlen,

¹ WIENER, O.: Wied. Ann. **55**, 225 (1895). — LIMMER, F.: Eine Zusammenstellung der für das Farbenanpassungsverfahren wichtigen Literatur. Phot. Korresp. März 1909.

und der Stoff erscheint blaugrün gefärbt. Wenn nur grünes Licht auswählend oder „selektiv“ absorbiert wird, bleibt vom Weiß nur der rote und blaue Teil übrig, und die Farbe ist rotviolett; wenn schließlich nur der kurzwellige blauviolette Teil des sichtbaren Spektrums selektiv absorbiert wird, erscheint der rot-grüne Rest gelb. Ein Gemisch von drei solchen gefärbten Stoffen absorbiert das ganze Spektrum vom Rot bis zum Violett, es wird überhaupt kein Licht reflektiert oder durchgelassen, und das Gemisch sieht schwarz aus. Wenn man nun aus diesem Gemisch den blaugrünen Farbstoff, der im Rot absorbiert, entfernt, verändert sich die Farbe in Rot, und die entsprechenden Farbänderungen nach Grün und Blau treten ein, wenn man den im Grün absorbierenden rotvioletten oder den im Blau absorbierenden gelben Farbstoff entfernt.

Das Licht ist nun selbst imstande, diese Entfernung einzelner oder mehrerer Komponenten des schwarzen Gemisches zu bewirken, wenn man zu seiner Herstellung *lichtempfindliche* Farbstoffe verwendet. Ein solcher lichtempfindlicher blauvioletter Farbstoff ist z. B. das Cyanin. LASAREFF¹ hat gezeigt, daß alle vom Cyanin absorbierten Strahlen, die hauptsächlich im gelben und grünen Spektralgebiet liegen, bei Gegenwart von Oxydationsmitteln, wie Sauerstoff, den Farbstoff unter Ausbleichung zerstören. Ein Cyanin enthaltendes Farbstoffgemisch wird also in grünem Licht grünlich, und analog können sich andere Farben je nach ihrer mehr oder weniger starken Absorption in den drei Komponenten des lichtempfindlichen Farbstoffgemisches in ihrem richtigen Farbton abbilden.

Eine gute praktische Durchführung des Ausbleichverfahrens ist noch nicht erreicht, weil brauchbare Farbstoffe, welche das richtige Absorptionsspektrum und eine ausreichende Lichtempfindlichkeit besitzen, noch nicht aufgefunden sind. Es kommt jedoch bei einem solchen Modell der Retina nur auf die prinzipielle Lösbarkeit des Problems an, mit drei Komponenten, deren Empfindlichkeitsmaximum in verschiedenen Spektralgebieten liegt, jede Mischfarbe richtig wiederzugeben. Zur Wiedergabe reiner Spektralfarben ist die Methode jedoch ungeeignet. So würde bei Belichtung des schwarzen Farbstoffgemisches mit der gelben Natriumlinie, welche von dem rotvioletten, im Grün absorbierenden lichtempfindlichen Farbstoff schwach absorbiert wird, diese Komponente langsam ausbleichen, und das Gemisch färbt sich nicht gelb, sondern grün.

Wenn das Gemisch für die Zwecke der guten Farbenwiedergabe richtig zusammengesetzt ist, müssen die Absorptionsgebiete der drei Farbstoffe im Spektrum nebeneinander liegen, ohne sich merklich zu überschneiden. Die photographische Abbildung des Sonnenspektrums auf einem mit dem schwarzen Gemisch überzogenen Papier besteht dann aus nichts anderem als einem in drei gleichmäßig gefärbte Teile geteiltem Streifen, der auf der langwelligen Seite rot, in der Mitte grün und auf der kurzwelligen Seite blau gefärbt ist². Körperfarben dagegen, welche immer aus größeren Spektralgebieten gemischt sind, werden richtig wiedergegeben.

Die gelbe Farbe des Natriumlichtes kann jedoch in einem lichtempfindlichen Farbstoffgemisch richtig abgebildet werden, wenn die Absorptionsgebiete der drei Komponenten sich gegenseitig überschneiden. Da das Natriumgelb zwischen dem roten und grünen Teil des Spektrums liegt, bleichen der rot- und

¹ LASAREFF, P.: Ann. Physik **24**, 661 (1907); **37**, 812 (1912).

² Diesen Versuch kann man mit einer Autochrom-Farbenplatte, auf der ein leichtstarkes Spektrum aufgenommen wird, leicht ausführen. Die Farbenwiedergabe auf einer solchen „Farbrasterplatte“ entspricht, mit einem allerdings etwas verwickelterem Mechanismus, demselben Prinzip wie das Ausbleichverfahren. — HÜBL, A. F. v.: Farbenphotographie mit Autochromplatten. Halle 1909.

der grün absorbierende Farbstoff gleichzeitig aus, und die additive Mischung von Rot und Grün hat einen gelben Farbton. Während jedoch nach der LIPPMANNschen Methode auch die Photographie nur diese eine Wellenlänge enthält, erscheint das nach dem Ausbleichverfahren wiedergegebene Natriumgelb bei der Betrachtung mit dem Spektroskop nicht als scharfe Spektrallinie, sondern als ein breites, helles Band vom Rot zum Grün. Spektralfarben werden also auch dann nur in ihrem Farbton, sonst aber unrichtig wiedergegeben, wenn die Absorptionsgebiete der drei Farbstoffkomponenten sich überdecken.

Da aber in diesem Fall auch der Blau absorbierende Farbstoff eine merkliche, wenn auch schwache Absorption im Rot und Grün hat, ist die Wiedergabe reiner Farben überhaupt nicht möglich, in allen Fällen überlagert sich eine *weißliche Nuance*.

Als photochemisches Modell der Retina kommt nach dem Ausbleichprinzip nur die experimentell festgestellte Tatsache in Betracht, daß Licht verschiedener Wellenlänge in einem Gemisch von drei lichtempfindlichen Komponenten mit ähnlichen Eigenschaften wie die diskutierten Farbstoffgemische Veränderungen bewirken kann, welche für jede Farbe spezifisch ist. Es ist nicht erforderlich, daß die Absorptionen so stark sind, um ein wirklich schwarzes Gemisch zu erzeugen. Ein beliebig hellgraues Gemisch könnte dieselben Eigenschaften haben, und mit einem derartigen grauen Gemisch von 3 bis 6 „Sehsubstanzen“, deren Hauptempfindlichkeiten und Absorptionsgebiete über das ganze Spektrum verteilt sind, operieren die meisten der bekannten Farbentheorien, als deren Hauptvertreter die YOUNG-HELMHOLTZsche Dreifasertheorie genannt sei.

Abgesehen von der Tatsache, die in diesem Abschnitt nicht zu besprechen ist, daß morphologisch keine Andeutung dafür vorhanden ist, daß eine solche Pluralität verschiedener Sehsubstanzen und getrennter Nervenendigungen in den eigentlich farbenperzipierenden Elementen der Retina existiert, haben alle diese Theorien, welche im Abschnitt TSCHERMAK, ds. Bd. S. 550 zusammenfassend besprochen werden, das Gemeinsame, aus Beobachtungen über den Farbton und Weißgehalt von Farbmischungen das Empfindlichkeitsspektrum einiger weniger „Sehstoffe“ und die Zusammensetzung der Lichter abzuleiten, auf welche je einer dieser Sehstoffe reagiert. Man kommt dadurch zu etwas anderen optischen Eigenschaften der erforderlichen Substanzen, als sie oben für die drei Komponenten für das Ausbleichverfahren diskutiert wurden. Ihre Empfindlichkeitsspektren sind weder vollkommen voneinander getrennt, noch überschneiden sie sich alle gegenseitig. Alle diese Vorstellungen reichen aber, wie heute wohl unzweifelhaft feststeht, auch bei den sinnreichst erdachten Kombinationen, bei weitem nicht aus, um eine Reihe von Gesichtsempfindungen, unter denen nur die Ermüdungserscheinungen und Umstimmungen genannt seien, vollkommen zu deuten.

Vor allen Dingen haben aber die im Anfang erwähnten neueren Untersuchungen gezeigt, daß die beim Ausbleichverfahren besprochenen „klassischen“ Grundlagen der Photochemie nicht mehr ausreichen, um die Lichtwirkungen gerade in den äußerst verdünnten lichtempfindlichen Systemen zu deuten, wie sie in der Retina überhaupt nur vorkommen können. Diese Erfahrungen wurden bei der Untersuchung der im folgenden zu besprechenden „Farbanpassungen“ gewonnen, die gleichzeitig eine sehr weitgehende modern „quantenmäßige“ photochemische Behandlung der Vorgänge in der Retina erlauben.

Diese dritte der S. 538 erwähnten Möglichkeiten der direkten Photographie in natürlichen Farben ist am längsten bekannt¹, aber praktisch noch wenig ent-

¹ Literatur bei O. WIENER: Zitiert auf S. 539.

wickelt. RITTER und SEEBECK beobachteten vor mehr als einem Jahrhundert, daß Chlorsilber, welches im Licht dunkel gefärbt war, die Eigenschaft angenommen hat, in starkem roten Licht eine rötliche, in grünem Licht eine grünliche und in anderen Farben eine entsprechende Nuance anzunehmen. Diese merkwürdige Erscheinung der „Farbanpassung“ wurde eingehend von WIENER untersucht, der feststellte, daß es sich hier nicht um Interferenzfarben oder „Schillerfarben“ wie bei dem LIPPMANNschen Verfahren, sondern um wirkliche Körperfarben handelt. Zur Erklärung wurde angenommen, daß in dem dunkel gefärbten Chlorsilber ein Gemisch weniger lichtempfindlicher Stoffe enthalten ist, welches in der auf S. 540 diskutierten Art die Farbe des auffallenden Lichtes annimmt. Die praktische Möglichkeit des aus diesen Vorstellungen entwickelten Ausbleichverfahrens sprach im Sinne dieser Erklärung.

Spätere Versuche von WEIGERT¹ mit besonders empfindlichen Untersuchungsmethoden zeigten dagegen, daß die „Photochloride“ (Chlorsilber mit absorbiertem fein verteiltem Silber) ein Verhalten zeigten, das mit dem bisher besprochenen Ausbleichprinzip nicht vereinbar ist. Wenn man das System mit rotem Licht erregt, nimmt in der erwähnten Weise die Lichtabsorption im Rot ab, wodurch der Farbton rötlich wird, aber gleichzeitig wächst die Absorption im Grün und Blau über den Anfangswert an. Bei Erregung mit Grün wird die Schicht im Grün durchsichtiger und stärker absorbierend im Rot und Blau, und schließlich nimmt die Absorption bei Blau-Erregung im kurzwelligen Spektralgebiet ab und im langwelligen zu.

Diese zwangsläufige Absorptionsverstärkung in den im erregenden Licht nicht enthaltenen Spektralgebieten wäre nach dem Ausbleichprinzip nur durch sehr unwahrscheinliche Annahmen der Beziehung zwischen den einzelnen Komponenten des Farbstoffgemischs zu deuten, die voneinander unabhängig sein sollen. Es mußte deshalb in seiner ursprünglichen Form aufgegeben werden, besonders auch deshalb, weil die chemische Zusammensetzung des farbanpassungsfähigen Systems, welches vor und nach der Farbanpassung nur aus Silber, Chlorsilber und einem Bindemittel wie Gelatine besteht, überhaupt keinen Raum für derartig verschiedene lichtempfindliche Stoffe bietet.

Die farbanpassenden Eigenschaften kommen aber nicht dem Silber oder Chlorsilber allein, sondern nur dem Gemisch zu, welches aus ganz ungeordnet nebeneinander liegenden Teilchen besteht, und gerade in dieser Unordnung ist die Ursache für die allgemeine Farbanpassung zu suchen. Man kann ein Silberatom mit einem benachbarten Chlorsilbermolekül als ein *binäres elementares Absorptionssystem* (vgl. S. 537) auffassen, und die Erfahrungen der modernen Quantenoptik und der lichtelektrischen Eigenschaften der Stoffe führen zu dem Schluß, daß ein solches binäres elementares Absorptionssystem um so längere Wellenlängen absorbiert, je näher die beiden Bestandteile beieinander stehen. Wir haben also auch in diesem Falle ein Gemisch, das jedoch im Gegensatz zu den früher besprochenen in allen Spektralgebieten absorbieren kann, da von vornherein eine gewisse Wahrscheinlichkeit für jede Konstellation der binären elementaren Absorptionssysteme vorhanden ist. Der Wahrscheinlichkeitsgrad ist für die verschiedenen elementaren Absorptionssysteme verschieden. Dadurch wird nach den heutigen Anschauungen eine verschiedene Absorption und im allgemeinen die Gestalt des „Absorptionsspektrums“ bestimmt.

Eine chemische Veränderung findet aber bei der farbigen Erregung nicht statt, denn nach der Farbanpassung ist die Zusammensetzung dieselbe wie vorher. Dagegen hat sich die räumliche Anordnung der Einzelteilchen geändert.

¹ WEIGERT, F.: Zusammenfassung: Naturwiss. 9, 583 (1921).

So hat nach der Einwirkung von rotem Licht die Anzahl der Rot absorbierenden Elementarsysteme durch Umwandlung in andere Farben absorbierende abgenommen. Die Anpassung ist so scharf, daß nicht nur Licht von einer bestimmten Wellenlänge, sondern auch von einer bestimmten Schwingungsrichtung (linear polarisiertes Licht) nur diejenigen unter den elementaren Absorptionssystemen beansprucht, welche in dieser bestimmten Richtung angeordnet sind. Nur Licht, welches in der einen Richtung schwingt, wird von einer solchen polarisiert erregten Schicht in der betreffenden Farbe bevorzugt durchgelassen, sie erscheint also doppelbrechend und dichroitisch wie viele gefärbte Krystalle. Durch Bestrahlen mit einem lichtstarken Spektrum in polarisiertem Licht ist es möglich, bei geeigneter Beobachtung das ganze Spektrum mit reinen Farben auf einer Photochloridschicht festzuhalten.

Die Erscheinung der Farbenanpassung ist nicht auf die hier besprochenen Gemische von Chlorsilber und Silber beschränkt, sondern die meisten der bekannten lichtempfindlichen Farbstoffe haben mehr oder weniger die gleiche Eigenschaft, wenn sie nicht rein, sondern in Gemischen belichtet werden. Neben der Farbenanpassung tritt allerdings bei den Farbstoffen eine chemische Zerstörung des Farbstoffes selbst ein, wie sie bei der Besprechung des Ausbleichverfahrens erwähnt wurde. Dieser Nebenvorgang ist unspezifisch. Am geeignetsten sind Collodiumschichten mit geringen Zusätzen eines Farbstoffes (Cyanin, Erythrosin, Methylviolett usw.), und zwar treten die spezifischen Eigenschaften der Farbenanpassungen um so deutlicher hervor, je geringer die Menge des Silbers oder der Farbstoffe in dem Gemisch ist. Da diese Bestandteile des Gemischs für die Lichtabsorption in erster Linie erforderlich sind, wächst die Wahrscheinlichkeit der Absorption in den binären Absorptionssystemen für verschiedene Wellenlängen mit der relativen Menge des zweiten verdünnenden Bestandteiles (Chlorsilber, Collodium usw.). Je größer die Menge des Silbers oder der Farbstoffe ist, um so mehr tritt das Eigenabsorptionsspektrum und die Eigenempfindlichkeit des reinen Stoffes hervor, die keine Möglichkeit zur Farbenanpassung bietet.

Die Gesamtabsorption des gemischten Systems, an der sowohl die Einzelmoleküle des Silbers oder der Farbstoffe als auch die binären elementaren Absorptionssysteme beteiligt sind, verschiebt sich mit der relativen Zunahme des Chlorsilbers und des Collodiums immer mehr nach dem Rot, weil dadurch die Wahrscheinlichkeit für die engen binären Absorptionssysteme scheller wächst als für die weiteren. Außerdem wurde festgestellt, daß die Lichtempfindlichkeit, welche in der Veränderung der binären Systeme besteht, sehr schnell bei konstanter Bestrahlung abnimmt, trotzdem die Eigenlichtabsorption der Farbstoffmoleküle selbst noch sehr stark bleibt. In derselben Weise nimmt auch die Anpassungsfähigkeit an eine bestimmte Polarisationssebene des erregten Lichtes ab.

Die im vorstehenden beschriebenen speziellen Eigenschaften der „Farbenanpassung“ sind deshalb geeignet, als Modell der Retina diskutiert zu werden¹, weil die eigentlich lichtperzipierenden Elemente derselben, die Außenglieder der Stäbchen und Zapfen, in ihren Eigenschaften und ihrer Wirksamkeit beim Sehvorgang direkt mit den Photochlorid- und Farbstoffcollodiumschichten zu vergleichen sind. Die Stäbchenaußenglieder enthalten den *Sehpurpur*, einen Farbstoff, welcher sich, abgesehen von seiner besonders starken Lichtempfindlichkeit, in keiner Weise von anderen lichtempfindlichen Farbstoffen unterscheidet.

¹ WEIGERT, F.: Ein photochemisches Modell der Retina. Pflügers Arch. **190**, 177 (1921). — Zur physikalischen Chemie des Farbensehens. Z. physik. Chem. **100**, 537 (1922).

Speziell durch die Arbeiten von KÜHNE, TRENDELENBURG¹ und in neuerer Zeit von HECHT² wurde mit Sicherheit gezeigt, daß die photochemische Ausbleichung von Sehpurpurlösungen in gallensauren Salzen ganz denselben qualitativen und quantitativen Regeln folgt, wie z. B. eine dunkle Cyanincolloidumschicht. Die Ausbleichgeschwindigkeit des Farbstoffes in den verschiedenen Spektralgebieten ist proportional der absorbierten Lichtmenge, und der Vorgang ist ebenso wie bei den meisten photochemischen Reaktionen praktisch unabhängig von der Temperatur.

Aber auch die Lichtempfindungen, welche durch die Lichtabsorption in den Stäbchen ausgelöst wird, sind über das sichtbare Spektrum in derselben Weise verteilt, wie die Absorption des Lichtes in einer Sehpurpurlösung und wie die außerhalb des Auges rein chemisch untersuchte Ausbleichgeschwindigkeit. Wie aber auch die verschiedenen Farben bei diesem Vorgang lediglich gemäß ihrem Energiegehalt ganz unspezifisch immer nur denselben Prozeß, die Ausbleichung, bewirken, ist auch die von den Stäbchen vermittelte Lichtempfindung in allen Spektralgebieten die gleiche, also farblos. Dieser Parallelismus zwischen dem Extinktionsspektrum und der Bleichungsgeschwindigkeit des Sehpurpurs mit der spektralen Verteilung der Dämmerungswerte, der von TRENDELENBURG nachgewiesen wurde, wird mit Recht als eine sehr wesentliche Stütze der Duplizitätstheorie von v. KRIES angesehen³.

Diese Theorie, die im Abschnitt v. KRIES dieses Bandes ausführlich besprochen wird, schreibt den sehpurpurhaltigen *rotgefärbten* Stäbchenaußengliedern die Vermittlung des farblosen Sehens bei herabgesetzter Beleuchtung zu, während die *farblosen* Zapfenaußenglieder die Vermittlung der farbigen Lichter übernehmen, aber erst bei größerer Helligkeit in Tätigkeit treten. Auch diese Unterschiede haben ihr Analogon in dem diskutierten photochemischen Farbenanpassungsmodell. Denn die Farbenanpassungseigenschaften der Farbstoffsysteme, die durch eine spezifische Wirksamkeit der verschiedenen farbigen Lichter gekennzeichnet ist, tritt erst bei Verringerung der Farbstoffmenge in dem Gemisch bis zur *praktischen Farblosigkeit* auf. Da keine Möglichkeit vorhanden ist, nachzuweisen, ob ein farblos erscheinendes System wirklich vollkommen farbstofffrei ist, kann man annehmen, daß die Zapfen ebenfalls Sehpurpur enthalten, jedoch in geringerer Menge als die Stäbchen.

In den farbentüchtigen Zapfen finden dann ähnliche Vorgänge in farbigem Licht statt, wie sie für die Farbenanpassungen beschrieben wurden, und man kann sich vorstellen, daß in der Retina die Farbenempfindung dadurch eingeleitet wird, daß binäre Absorptionssysteme, die auf die betreffende Farbe durch den Abstand ihrer beiden Bestandteile abgestimmt sind, in dem farbigen Licht verschwinden. Die *Anzahl* der stattfindenden photochemischen Elementarprozesse ist bestimmend für die *Intensität*, in der uns die betreffende Farbe erscheint. Man ist also imstande, durch die Methoden der heterochromen Photometrie, die Mengenverteilung der spezifisch abgestimmten elementaren Absorptionssysteme im Spektrum zu bestimmen. Wie man aus den zahlreichen Versuchen zur Bestimmung der spektralen Helligkeitsverteilung beim Farbensehen weiß, liegt das Maximum bei etwa $560 \mu\mu$, während das Maximum der Helligkeitsempfindung im farblosen Dämmerungsspektrum bei etwas kurzwelligeren Strahlungen, etwa bei $530 \mu\mu$, liegt. Da S. 543 gezeigt wurde, daß der Wahrscheinlichkeitsgrad der Absorptionssysteme direkt die Absorption für die be-

¹ Vgl. S. GARTEN: Handb. d. ges. Augenheilk. von GRAEFE-SAEHNSEL 128. u. 129. Lfg. 146–250 (1908).

² HECHT, S.: Die Photochemie des Sehens. Naturwiss. **13**, 66 (1925).

³ KRIES, J. v.: Abhandlungen zur Physiol. d. Gesichtsempfindungen. Hamburg u. Leipzig 1897, 1902, 1908, 1918 — Z. Elektroch. **18**, 465 (1912).

treffende Spektralfarbe bestimmt, ist die Bestimmung der Helligkeitsverteilung beim Farbsehen gleichzeitig eine physiologische Methode zur Bestimmung der Absorptionskurve des hypothetischen Sehpurpurs oder eines anderen Farbstoffes in den praktisch farblosen Zapfen, das vorläufig mit keinen anderen Mitteln ermittelt werden kann. Auch hier findet man also eine Analogie mit dem Modell, bei dem mit der Verringerung der Farbstoffmenge in dem Gemisch eine Verschiebung des Absorptionsspektrums nach Rot eintrat.

Hiermit eng verknüpft ist auch die modellmäßige Deutung des PURKINJE-Phänomens im Sinne der v. KRIESSchen Theorie. Da die Helligkeit der Lichtempfindung nur abhängig von der Anzahl der stattfindenden photochemischen Elementarprozesse ist, muß diese nicht nur mit der Intensität der wirkenden Lichter, sondern auch mit der Anzahl der überhaupt vorhandenen Elementarsysteme für eine bestimmte Farbe wachsen. Da diese Anzahl in den stark gefärbten Stäbchen viel größer ist als in den praktisch farblosen Zapfen, reichen beim Stäbchensehen viel geringere Lichtintensitäten dazu aus, den primären Reiz über die Empfindungsschwelle zu steigern, als beim farbigen Zapfensehen. Da die Zapfen aber wegen der erwähnten Absorptionsverschiebung verhältnismäßig sehr viel rotempfindlicher sind als die Stäbchen, so verschwindet die Rotempfindung beim allmählichen Übergang vom Tagessehen zum Dämmerungsehen viel schneller als die kurzwelligeren Farben.

Ein photochemisches Analogon der Helladaptation wurde schon S. 543 oben erwähnt. Sie ist im Auge praktisch nur für die sehr lichtempfindlichen Stäbchen merklich und besteht in der Erscheinung, daß eine konstant bleibende Lichtintensität bei längerer Einwirkung auf das Auge eine schnell abnehmende Helligkeitsempfindung auslöst. Im Photochlorid- und Farbstoffmodell nehmen bei längerer Einwirkung des Lichtes die beobachteten Effekte auf weniger als 0,001 des Anfangswertes ab. Die Schicht verliert also praktisch die Lichtempfindlichkeit. Die eigentlich wirksamen binären Absorptionssysteme, welche in dunklen Schichten nur in verhältnismäßig kleiner Menge zugegen sind, verarmen ganz besonders schnell.

Die hohe Anfangsempfindlichkeit bei Belichtung dieser dunklen, viel Farbstoff enthaltenden Systemen ist sehr wahrscheinlich in einer sensibilisierenden Wirkung des Farbstoffes auf die binären Systeme begründet. Die sensibilisierenden Farbstoffmoleküle nehmen dabei nicht an den eigentlichen photochemischen Vorgängen teil, sondern übertragen mittels eines noch nicht ganz aufgeklärten indirekten Mechanismus das absorbierte Licht auf die wenigen binären Absorptionssysteme, welche im Absorptionsgebiet des Farbstoffes vorhanden sind. Der Sensibilisator mit seiner starken Absorption bleibt also unverändert, während nur die binären eigentlich lichtempfindlichen Absorptionssysteme verschwinden und dadurch schnell verarmen.

Im Modell wird auch eine ausgesprochene „Helladaptation“ für die wirkliche Farbanpassung beobachtet, welche beim reinen fovealen Zapfensehen bekanntlich nicht merklich ist. Diese Unterschiede sind dadurch bedingt, daß im lebenden Auge gleichzeitig mit der photochemischen Veränderung des Systems eine Regeneration des betreffenden Farbstoffes stattfindet, die natürlich in den festen Photochlorid- und Farbstoffschichten nicht vorhanden ist. Die geringen Farbstoffmengen in den Zapfen werden nun wahrscheinlich sehr schnell regeneriert, so daß eine merkliche allgemeine Verarmung der Absorptionssysteme nicht eintritt. Die Regeneration der größeren Farbstoffmengen in den Stäbchen, ein Vorgang, der die Dunkeladaptation bedingt, findet dagegen, wie neuerdings von HECHT festgestellt wurde, nach den gewöhnlichen kinetischen Gesetzen der Chemie mit geringerer meßbarer Geschwindigkeit statt.

Die sensibilisierende energieübertragende Wirksamkeit des Sehpurpurs in den Stäbchen ist auch die Ursache für die bläulichweiße Färbung des gesamten Spektrums beim Dämmerungssehen. Jede vom Sehpurpursensibilisator absorbierte Farbe wird auf alle spezifischen Absorptionssysteme im Gesamtspektrum des Sehpurpurs übertragen. Man empfindet deshalb eine Mischfarbe, in der aber das Rot aus den erwähnten Gründen nur wenig vorhanden ist, so daß der Gesamttön ein bläulicher ist.

Eine weitere Analogie zwischen dem Farbsehen und dem Farbenanpassungsmodell ist für den Sukzessivkontrast festzustellen. Die farbigen Nachbilder in der Komplementärfarbe des ermüdenden Lichtes sind dadurch zu deuten, daß die binären Absorptionssysteme, welche z. B. für Rot empfindlich sind, bei Rot-Erregung nicht eigentlich verschwinden, sondern sich in andere Elementarsysteme verwandeln, welche die anderen Farben des Spektrums absorbieren können (S. 542). Die Helligkeitsempfindung für diese nicht im erregenden Licht enthaltenen Farben wird dadurch bei einer nachfolgenden Einwirkung von weißem Licht abnorm gesteigert¹. Ganz analog wird auf einer Photochloridschicht weißes Licht auf einer Stelle, die vorher mit rotem Licht vorbehandelt war, grün abgebildet und auf einer grün vorbehandelten rötlich.

Ähnliche subjektive Veränderungen des Farbtons eines objektiv konstant bleibenden Lichtes liegen auch bei den sog. „Farbenumstimmungen“ vor. So wird z. B., wie VOESTE² messend gezeigt hat, ein reines Rot allmählich in ein weißliches Gelbgrün von der Wellenlänge ca. $560 \mu\mu$ umgestimmt. Demselben Farbton nähern sich auch grüne Farben bei längerer Einwirkung³. Ebenso findet man beim Photochlorid- und Cyaninmodell, daß die Farbenanpassung nur in den ersten Stadien der Erregung eine reine ist, daß sie aber allmählich durch Überlagerung einer unspezifischen Wirkung immer unreiner wird, während sich die wiedergegebene Farbe gleichzeitig immer mehr der Farbe des Absorptionsmaximums annähert. Falls der Vergleich zulässig ist, würde das von VOESTE bestimmte Gelbgrün, in das die anderen Farben „umgestimmt“ werden, als Absorptionsmaximum in den farbentüchtigen Zapfen in Frage kommen, in guter Übereinstimmung mit dem aus der Helligkeitskurve ermittelten.

Die hier herangezogene, beim Photochloridmodell beobachtete Farbenänderung bei länger dauernder Erregung, die bei der allgemeinen Besprechung S. 542 noch nicht erwähnt wurde, ist für die Theorie des Farbensehens deshalb von besonderer Bedeutung, weil sie auch in ganz speziellen und pathologischen Fällen einen sehr engen Vergleich zwischen Farbenempfindungen und Modellbeobachtungen zuläßt. Auf S. 542 wurden die auf die verschiedenen Spektralfarben abgestimmten elementaren Absorptionssysteme als vollkommen ungeordnet verteilt angenommen. Die genauen Untersuchungen der „Farbenumstimmungen“ in einer Photochloridschicht führten nun zu der Auffassung, daß dies nicht

¹ Die im Photochloridmodell experimentell festgestellte abnorm gesteigerte Anzahl von elementaren Absorptionssystemen in den Spektralgebieten, welche in dem erregenden Licht nicht vorhanden ist, enthält die photochemische Deutung einer Erscheinung, die durch keine der bekannten Farben-theorien erklärt werden kann. Wenn z. B. das primär ermüdende Licht rot ist, erscheint bei nachfolgender Grüneinwirkung das Grün viel reiner und gesättigter als im normalen dunkeladaptierten Auge. Es können in der Tat nach der Vorerregung mehr grünempfindliche photochemische Elementarprozesse bei derselben einwirkenden grünen Lichtintensität stattfinden als im normalen Auge.

² VOESTE, H.: Z. Sinnesphysiol. **18**, 257 (1898).

³ Die Erscheinungen der farbigen Nachbilder und der Farbenumstimmungen deuten darauf hin, daß auch der farbentüchtige Zapfenapparat der Netzhaut etwas helladaptierbar ist, und zwar bewirkt der quantitativ verschiedene Grad der Adaptationsfähigkeit für die verschiedenen Spektralgebiete die subjektiven Farbänderungen.

streng der Fall ist. Silber und Chlorsilber befindet sich bekanntlich in kleinen kolloidalen Komplexen zusammengeballt, und in diesen dispersen Teilchen ist die „optische Packungsdichte“ im Zentrum am größten und nimmt nach den äußeren Schichten des Teilchens ab. Der Kern ist also mehr rotempfindlich als die Peripherie. Die besonders enge Packung der Teilchen in diesen Micellen bewirkt es, daß eine räumliche Veränderung der elementaren Absorptionssysteme bei längerer Einwirkung des Lichtes auch auf benachbarte übergreift, die selbst nicht absorbieren, wodurch die Farbenwiedergabe verändert wird. Bei der Farbenwiedergabe nach dem Anpassungsverfahren ist es höchstens bei Einwirkung ganz geringer Energiemengen möglich, eine reine Spektralfarbe so richtig wiederzugeben, wie es nach dem auf S. 539 beschriebenen LIPPMANNschen Verfahren möglich ist. Bei merklicher Wirkungsstärke des einfarbigen Lichtes erstreckt sich die Veränderung immer weiter auf benachbarte Farben. Bei maximaler Belichtung verschwindet der ganze Komplex, und es ist überhaupt keine spezifische Farbenwirkung mehr zu erkennen.

Die allgemeine Lichtabsorption einer Photochloridschicht ist dieselbe wie die mittlere Absorption der Einzelkomplexe. Wenn wir nun ein Licht einwirken lassen, das so zusammengesetzt ist, daß von Anfang an die verschiedenfarbigen Absorptionssysteme sich ihrer Menge entsprechend verändern, eine Verteilung, die durch das Absorptionsspektrum gegeben ist, dann ist die Veränderung wie bei einem reinen Farbstoff und bei den reichlich sehpurpurhaltigen Stäbchen eine unspezifisch „farblose“. Dies führt bei Übertragung dieser Vorstellung auf die farbentüchtigen Zapfen, die ihre geringe Farbstoffmenge wohl unzweifelhaft auch in kolloidalem, also in einzelnen dispersen Mizellen verteiltem Zustand enthalten, unmittelbar zu einer photochemischen Definition der *Weißempfindung* des helladaptierten Auges. Eine Mischung von Lichtern, welche in den farbstoffhaltigen Micellen der Zapfen Veränderungen bewirkt, welche der normalen Absorption des Micells proportional ist, wird als „Weiß“ empfunden. Wenn der normale Zustand des Micells, etwa durch eine einfarbige starke Vorbehandlung gestört wird, erhält das „Weiß“ einen bestimmten Farbenton.

Die am Photochloridmodell nachgewiesene Tatsache des Übergreifens der Veränderung von Absorptionssystemen auch auf solche, die das einwirkende Licht nicht selbst absorbieren, zeigt, daß ein reines monochromatisches Licht von merklicher Intensität wirklich dieselbe Veränderung in den Micellen bewirkt wie ein breiteres Spektralgebiet, welches das einfarbige Licht im Schwerpunkt enthält. Sie erklärt die Beobachtung, daß eine „Weiß“-Empfindung auch durch weit im Spektrum auseinanderliegende reine Farben hervorgerufen werden kann. Sie deutet gleichfalls das ungeheure Beobachtungsmaterial über die Farbmischungen aus wenigen Komponenten, das die Grundlage der S. 541 erwähnten Farbentheorien ist. Sie ist auch im Einklang mit der von v. KRIES besonders betonten HELMHOLTZschen Auffassung, daß die Empfindung eines gemischten Lichtes, wie es auch entstanden ist, immer etwas Einheitliches ist.

Es soll schließlich darauf hingewiesen werden, daß die Micellenstruktur der Farbstoffsysteme in den Zapfen die Existenz einer anomalen und pathologisch veränderten Farbentüchtigkeit in der einfachsten Weise erklärt. Denn je nach dem Dispersitätsgrad ist die optische Packungsdichte in den Micellen eine verschiedene. Ein höher disperser Zustand mit kleineren Micellen enthält z. B. die rot empfindlichen Elementarsysteme in relativ geringer Menge, das Spektrum ist also nach dem Rot verkürzt, wie es bei den Protanomalen beobachtet wird. Ein Farbton, der einem normalen Auge als ein Grün erscheint, würde für ein protanopisches Auge mit der besprochenen Anomalie ein Weiß sein, von dem es ein Grün nicht unterscheiden kann. Andererseits wird ein anomal geringer

Dispersitätsgrad eine Verschiebung des ganzen Spektrums nach längeren Wellen zur Folge haben, die einer verminderten Violettempfindlichkeit und einer Farblosigkeit im Gelbrot entsprechen würde (Deuteroanomale und Deuteranope). Ebenso deutet die Abnahme der Farbenempfindlichkeit der Zapfen nach den peripheren Zonen des Gesichtsfeldes auf geringe, mit anderen Mitteln nicht feststellbare Veränderungen des Dispersitätsgrades und der Absorptionsverhältnisse der lichtempfindlichen Farbstoffkomplexe hin.

Die im vorstehenden diskutierte photochemische „Anpassungstheorie“ des Farbensehens ist verwandt mit der WUNDTschen photochemischen Stufentheorie. Diese nimmt zwei Arten von Reizen, einen achromatischen und einen chromatischen, an, deren Stärke in verschiedener Weise von der Lichtintensität und der Wellenlänge abhängt. Bei niedrigen und sehr hohen Lichtintensitäten ist der achromatische Reiz der wirksamere, während bei mittleren Intensitäten der chromatische überwiegt. Für diesen wird von WUNDT angenommen, daß er in kleinen Stufen über das ganze Spektrum spezifisch verteilt ist. Bei der photochemischen Erregung mit einer bestimmten Wellenlänge entsteht ein Reiz, der eine gewisse Zeit andauert und während dieser Zeit die Empfindlichkeit gerade für diese Farbe herabsetzt. Hiermit werden die verschiedenen Kontrastercheinungen erklärt. Diese rein induktiv aus der Analyse der psychischen Gesichtsempfindungen abgeleitete photochemische Theorie hat natürlich heute eine viel größere Berechtigung, nachdem wirkliche photochemische Systeme hergestellt und untersucht sind, die in einigen Punkten die von WUNDT geforderten photochemischen Eigenschaften der Retina besitzen.

Die in den einleitenden Abschnitten S. 537 hervorgehobene Parallelität zwischen den Licht- und Farbenempfindungen und den Folgerungen der modernen Quantenoptik für die primären photochemischen Elementarprozesse wird nach dem Vorhergehenden durch die experimentell untersuchbaren „Farbanpassungen“ in ziemlich spezieller Weise ergänzt. Wenn sie den Tatsachen entspricht, müßte der hypothetische Zwischenmechanismus, welcher die physikalische Einleitung und das psychische Ende des Sehvorgangs verbindet, von so unwahrscheinlich exakter Spezifität sein, daß die in der Einleitung ausgesprochene Vermutung WUNDTs¹ wohl berechtigt ist, daß überhaupt kein Zwischenmechanismus existiert, sondern daß die Retina nicht nur der Aufnahmeapparat für das reelle Bild der Außenwelt ist, sondern als vorgeschobener Gehirnteil gleichzeitig der Ort der Gesichtsempfindungen.

Es ist kaum daran zu zweifeln, daß auch für die photochemischen Grundlagen des Sehvorgangs, ebenso wie es sich auf so vielen physikalischen und chemischen Gebieten in den letzten Jahren gezeigt hat, die klassische Auffassung, deren Unzweckmäßigkeit für die hier interessierenden Vorgänge oben diskutiert wurde, zugunsten der Quantenauffassung verlassen werden muß. Über die wirkliche Natur des Quantenprozesses ist noch nichts bekannt, so daß auch die mehr provisorischen spezielleren Vorstellungen über die Natur der Elementarprozesse andere sein können, als die hier diskutierten. So wurde von JOLY angenommen, daß die Zapfen allerdings sehpurpurfrei sind, daß sie aber von einer Sehpurpurschicht umgeben sind. Durch das Licht sollen aus dieser die Zapfen umhüllenden Schicht Elektronen frei gemacht werden, welche in die Zapfen eindringen. Nach der Quantentheorie des lichtelektrischen Effektes ist zu erwarten, daß die Eindringungstiefe der Elektronen mit zunehmender Frequenz ν , des Lichtes, also je kurzwelliger es ist, größer wird, da die kinetische Energie der Elektronen $\frac{1}{2}mv^2 = h\nu$ ist. (Es bedeuten m die Masse und v die Geschwindig-

¹ WUNDT, W.: Grundzüge der physiol. Psychologie, 6. Aufl., 1, S. 233, 482 (1908).

keit der abgeschleuderten Elektronen.) Auch bei diesem lichtelektrischen Modell der Retina wirken die verschiedenen Farben qualitativ verschieden, also spezifisch. Um zu einer Übertragung des Reizes auf das Empfindungszentrum zu gelangen, wurde von JOLY aber angenommen, daß ähnlich wie bei der YOUNG-HELMHOLTZschen Dreifasertheorie in den äußeren Zapfenschichten ein Rotreiz, in den mittleren ein Grünreiz und in den innersten ein Blaureiz ausgeübt werden kann. Die Annahme eines Gemisches von drei in verschiedenen Spektralgebieten lichtempfindlichen Komponenten wird also vermieden, und einige der Bedenken gegen die Brauchbarkeit eines solchen Modells, welche bei der Besprechung des Ausbleichverfahrens geäußert wurden, fallen dadurch fort. Die weitere Brauchbarkeit der JOLYSchen Theorie kann jedoch erst an einem realen Modell, das noch nicht vorhanden ist, geprüft werden.

Theorie des Farbensehens.

Von

ARMIN TSCHERMAK

Prag.

Mit 7 Abbildungen.

Die Aufstellung einer Theorie des Licht-Farbensinnes, speziell einer Theorie der Anfangsvorgänge im Auge und der funktionellen Gliederung des Receptionsapparates, muß uns zwar als Endziel vorschweben, bedeutet aber keineswegs die praktische Hauptaufgabe. Für eine solche Einstellung sind wir bereits vorbereitet durch das unserer ganzen Darstellung zugrunde gelegte Prinzip eines exakten Subjektivismus, welcher die Analyse der Empfindungen als Ausgangspunkt und Leitmotiv bezeichnet und die Gesichtsempfindungen selbst als unmittelbar zugänglichen Ausdruck gewisser physiologischer Endvorgänge in der psychophysischen Sehsphäre behandelt. Bezüglich der psychischen und der begleitenden physiologischen Endvorgänge ist eine bestimmte Aussage auf Grund von Selbstbeobachtung möglich; durch systematische Experimentaluntersuchungen, speziell unter zahlenmäßiger Charakterisierung, die gleichzeitig der Kontrolle dient und ein Bild von der Güte der Beobachtung abgibt, wird die „Introspektion“ zu einer vollwertigen physiologisch-psychologischen Forschungsmethode erhoben. Doch gestattet dies selbst auf das präterminale Gebiet schon nur mehr beschränkte Schlüsse — so allerdings die Ableitung eines präterminalen Antagonismus zwischen den beiden Komponenten des farblosen Erregungspaares ebenso wie zwischen den beiden Komponenten der zwei farbigen Erregungspaare, während in der Terminalsphäre für die beiden ersteren Koexistenz, für die letzteren reine Alternanz festgestellt erscheint (vgl. S. 489). Über das periphere Gebiet, speziell über den retinalen Aufnahmeapparat, gibt die Empfindungsanalyse an sich keinen Aufschluß. Aber auch die Gesetze der Lichtermischung gestatten keinen einfachen Parallelschluß von den physikalischen Daten auf die Gliederung und Funktionsweise des physiologischen Receptionsapparates; es wäre eine arge Selbsttäuschung, wollten wir in der physikalischen Charakteristik den Schlüssel zu erblicken glauben, welcher uns das periphere Gebiet des Sehorgans erschlösse!

A. Fundamentaltatsachen des Farbensinnes.

Vor einer Darstellung und kritischen Würdigung der bisher aufgestellten Theorien des Farbensehens erscheint es geboten, in Kürze jene fundamentalen Tatsachen hervorzuheben, denen jede Theorie genügen muß, soll sie zur Beibehaltung berechtigt erscheinen und Fruchtbarkeit versprechen. Als solche prinzipielle Anforderungen seien bezeichnet:

1. *Weiß* und *Schwarz* stellen *vollwertige einfache oder elementare Empfindungen* dar, während die Grauempfindungen eine abgestufte Ähnlichkeit mit Weiß und

Schwarz aufweisen, also Relationsqualitäten entsprechen. Dazu kommt die Tatsache, daß bei Abschluß äußerer Reize nicht Schwarz, sondern ein gewisses Eigengrau als Dauereindruck empfunden wird. Dieses besteht auch bei Lichteinfall fort, so daß die exogenen Lichtempfindungen auf einem eigengrauen Hintergrund erscheinen. Durch äußere Reize, speziell Lichteinwirkung, kann auf direktem Wege nur das Weiß, auf indirektem Wege, nämlich durch Kontrast, nur das Schwarz im Eigengrau verstärkt werden, nicht jedoch Weiß und Schwarz zugleich.

2. Alle überhaupt möglichen *Farbentöne* ordnen sich zu *einem geschlossenen Kontinuum*, schematisch gesprochen, in einen *Kreis*. In diesem erscheinen *vier Lichter* ausgezeichnet, deren Eindrücke sich empfindungsanalytisch im Gegensatz zu den übrigen durchwegs zweikomponentigen, d. h. zweiseitige Ähnlichkeit aufweisenden mischfarbigen Lichtern als einkomponentig (urfarbig) erweisen und ihren Farbenton bei Änderung der Lichtstärke, bei Wechsel der gereizten Netzhautstelle (innerhalb des extramacularen Gebietes), bei längerdauernder Betrachtung nicht verändern. Dadurch wird der Farbenkreis in vier Quadranten gegliedert. Im Spektrum sind — unter Fehlen des Urrot und der Purpurtöne — drei solche ausgezeichnete Kardinalpunkte nebst vier mischfarbigen, d. h. zweikomponentigen Zwischenstrecken festzustellen — allerdings variabel nach Individuum und verschieblich durch chromatische Verstimmung.

3. An jeder farbigen Empfindung, gleichgültig ob durch physikalisch-homogenes oder durch komplexes, gemischtes Licht produziert, lassen sich *neben dem Farbenton die Relationsqualitäten Sättigung* (bzw. Verhüllung) und *Nuance* sowie die Qualität Helligkeit unterscheiden, auf welch letztere die Qualitäten: Nuance, Farbenton und Sättigung Einfluß nehmen. An mischfarbigen, zweikomponentigen Empfindungen ist der Farbenton ebenfalls eine Relationsqualität.

4. Zwischen *Wellenlänge* und *Lichtstärke* einerseits, *Farbenton* und *Helligkeit* (sowie Sättigung und Nuance) andererseits besteht zwar ein Zusammenhang, aber nicht etwa eine einfache konstante Funktionsbeziehung. Mit Ausnahme der Purpurtöne (und des Urrot) sind alle Farbentöne ebenso durch physikalisch komplexe, wie durch homogene Lichter produzierbar.

5. Durch Lichtwirkung läßt sich in einer Gesichtsempfindung entweder, und zwar direkt Weiß verstärken oder indirekt, durch Simultankontrast Schwarz verstärken, ferner, sei es direkt, sei es indirekt, entweder Rot oder Grün, entweder Gelb oder Blau hinzufügen; es besteht also eine *paarweise Alternanz der Lichtwirkungen*. Während Rot und Grün, Gelb und Blau im Vorkommen alternativ verschieden, also miteinander unvereinbar (gegenfarbig) sind, erweisen sich Rot und Gelb oder Blau, Grün und Gelb oder Blau als disparat verschieden, also miteinander vereinbar. Die farbige Wirkung ist entweder eine einkomponentige, urfarbige, oder eine doppelkomponentige, mischfarbige. Ein Licht kann nur eine oder zwei, aber nicht mehr (freie) farbige Reizwerte oder Valenzen besitzen.

6. *Jedes farbige Licht*, gleichgültig ob physikalisch homogen oder komplex, hat — auch ohne Beimengung weißen Lichtes — eine *doppelte Wirkung auf das Auge*, nämlich neben der farbigen, ein- oder zweikomponentigen Teilwirkung noch eine farblose Teilwirkung; jedes farbige Licht besitzt neben der farbigen Valenz noch eine Weißvalenz, und zwar bei jedweder Zustandslage des Sehorgans, wenn auch absolut wie relativ verschieden nach dieser.

7. *Die drei Kardinalpunkte des Spektrums* erweisen sich auch als dadurch ausgezeichnet, daß sie *Sättigungsdifferenzmaxima* bezeichnen, indem eine Mischung von zwei zu ihren beiden Seiten gelegenen Lichtern, welche also verschiedenen Quadranten des Farbentonkreises angehören, einen Eindruck von geringerer

Sättigung erzeugt, während Mischung von zwei Lichtern desselben Quadranten vollständige Gleichungen mit jedem dazwischengelegenen Spektrallicht herzustellen gestattet.

8. Die relative Helligkeit farbiger Lichter bzw. die *Helligkeitsverteilung im Spektrum* ist *beim Dämmerungssehen eine andere als beim Tagessehen*, und zwar gilt diese Abhängigkeit vom Zustande des Auges auch dann, wenn die Lichter bei indirektem Sehen infolge relativer Abnahme des Farbensinnes farblos erscheinen (entsprechend sog. Peripheriewerten) oder wenn zentral oder exzentrisch farblose Mischungen von verschiedener Zusammensetzung geboten werden. Optische Gleichungen (und damit die relativen Weißvalenzen) erweisen sich somit als abhängig von der Zustandslage, nicht aber von der Lichtstärke an sich, solange diese nicht selbst zu einer Veränderung der Zustandslage führt.

9. Bestimmte Lichter ergeben, in bestimmtem Verhältnis gemischt, einen farblosen Eindruck, zeigen also die Eigenschaft der *Kompensation oder Komplenzen*. Bei Neutralstimmung des Auges, wie sie schon nach einigen Minuten Lichtabschluß erreicht wird, gilt dies auch von den zwei Paaren empfindungsanalytisch urfarbiger Lichter: Rot—Grün, Gelb—Blau, welche empfindungsanalytisch alternativ verschieden oder gegenfarbig erscheinen.

10. *Aus drei passend gewählten Lichtern*, d. h. solchen, welche drei verschiedenen Quadranten des Farbentonkreises angehören, also einem Strahlenbüschel mit Winkeln unter 180° entsprechen und somit alle vier Tonelemente enthalten, lassen sich *durch Mischung alle überhaupt möglichen Farbentöne* produzieren, jedoch nicht in beliebiger bzw. maximaler Sättigung, sondern unter weitgehender Bindung von Sättigung und Nuance an den einzelnen Farbenton. Aus drei Grundlichtern läßt sich demnach durchaus nicht das ganze System aller farbigen Empfindungen überhaupt darstellen. Eine volle Freiheit wird erst bei Gegebensein von vier oder noch besser von fünf Spektrallichtern erreicht, und zwar urgelbem, urgrünem, urblauem einerseits, Spektralrot und evtl. Violett andererseits.

11. Sowohl beim Simultankontrast wie beim Sukzessivkontrast oder der negativen Nachreaktion zeigen Weiß und Schwarz, Rot und Grün, Gelb und Blau in paralleler Weise paarige Koppelung. (Nur bei chromatischer Neutralstimmung entsprechen Kontrast- und Nachbildfarbe ebenso wie Kompensationsfarbe streng der Gegenfarbe.) Ebenso besteht *paarige Zusammengehörigkeit* von Rot—Grün, Gelb—Blau bei der Abnahme des Farbensinnes im indirekten Sehen, welche zu relativer (nicht absoluter!) Farbenblindheit führt. Auch bezüglich des Empfindungsverhaltens Partiellfarbenblinder ergibt sich paarweise Zusammengehörigkeit von Rot—Grün, Gelb—Blau.

12. Farbiges Licht bewirkt eine relativ flüchtige *farbige Ermüdung oder besser Verstimmung* von der Art, daß urfarbiges Licht den gleich- wie den gegenfarbigen Kardinalpunkt nicht verschiebt, wohl aber die beiden dispartfarbigen gegen die Ermüdungsfarbe hin. Zwischen dem Ausmaß der Verstimmung und der Intensität des verstimmenden Lichtes besteht eine direkte Proportionalität. Farbiges wie farbloses Licht haben ferner eine nachhaltige *allgemeine chromatische Wirkung*, welche der oben charakterisierten Verschiebung der Kardinalpunkte durch farbiges Licht entgegenwirkt bzw. deren Lage stabilisiert. An sich sind farbige Verstimmung und Weißermüdung, farbige und farblose Erregbarkeit unabhängig voneinander.

13. *Unter den Farbentüchtigen bestehen beim Tagessehen anscheinend zwei Typen* mit den sog. anomalen Trichromaten als Extremen, ebenso bestehen unter den Rotgrünblinden beim Tagessehen zwei Formen (Protanope und Deuteranope), welche nicht auf Typenunterschiede in der Lichtabsorption in den

optischen Medien und seitens des Maculapigments zurückgeführt werden können, da beim Dämmerungssehen wesentlich Übereinstimmung zwischen den beiden ersten Typen sowie zwischen den beiden letzteren Formen gilt.

Es wird nun jede der kurz zu charakterisierenden Theorien des Farbensinnes auf ihre Vereinbarkeit oder Unvereinbarkeit mit den oben formulierten, experimentell gesicherten Fundamentaltatsachen sowie auf ihre Leistungsfähigkeit an bezüglich der Erklärung kritisch zu prüfen sein.

B. Übersicht und Kritik der Theorien des Farbensehens.

Zusammenfassende Darstellungen.

An bezüglichlicher allgemeiner Literatur seien in gebotener Kürze hier angeführt: ABNEY, W. DE W.: *Researches in colour vision and the trichromatic theory*. London 1913. — AUBERT, H.: S. 177 (1865). — BRÜCKE, E. v.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III 80, 63 (1878); 84, 425 (1881). — CHARPENTIER, A.: *La lumière et les couleurs*. Paris 1888. — EXNER, F.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa 111, 857 (1902); 127, 1829 (1918); 128, 71 (1919); 129, 27 (1920). — GÖTHLIN, G. F.: *J. of Physiol.* 57, 191 (1923). — HELMHOLTZ, H.: *Arch. (Anat. u.) Physiol.* 46, 461 (1852) — *Pogg. Ann.* 87, 45 (1852) — *Physiol. Optik*, 1. Aufl., 291 ff.; 2. Aufl., 275 ff.; 3. Aufl., 2, 119 ff. — HERING, E.: *Lichtsinn* (1872–1876) — *G.-Z.* (1920); s. auch *Lotos* 1, 1 (1880); 2, 1 (1882); 7, 1 spez. 68 ff. (1887) — *Pflügers Arch.* 41, 29, 397 (1887); 42, 488 (1888); 43, 264, 329 (1888); 47, 417 (1889) — *Graefes Arch.* 35 (4), 63 (1889). — HESS, C.: *Erg. Physiol.* 20, 1 (1922). — KÖLLNER, H.: *Münch. med. Wschr.* 33, 1045 (1921). — KÖNIG, A. (mit C. DIETERICI): Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 39, 805 (1886) — *Z. Psychol. u. Physiol.* 4, 241 (1892) — *Ges. Abhandlungen zur physiol. Optik*. Leipzig 1903. — KRARUP, H.: *Physisch-ophthalm. Grenzprobleme*. Leipzig 1906. — KRIES, J. v.: *Arch. (Anat. u.) Physiol.* 1878, 503 — *Pflügers Arch.* 41, 289 (1887) — *Über Farbensysteme*. *Z. Psychol. u. Physiol.* 13, 241 (1897) — *Nagels Handb. d. Physiol.* 3, 127, 185, 202, 217, 266 ff. (1905) — *Zusätze zu Helmholtz: Physiol. Optik*, 3. Aufl., 2, 354–378 (1911) — *Klin. Mbl. Augenheilk.* 49, 241 (1911); 70, 577 (1923). — LADD-FRANKLIN, C.: *Z. Psychol. u. Physiol.* 4, 211 (1892) — *Nature* 48, 517 (1893) — *Mind*, N.S. 2, 473 (1893); 3, 98 (1894) — *Psychologic. Rev.* 2, 143 (1895); 3, 230 (1896); 23, 237 (1916); 29, 180 (1922) — Artikel „Vision“ in *Baldwins Dictionary of Philosophy and Psychology* 2 (1902) — *Amer. J. physiol. Opt.* 6, 453 (1925) — *Science* (N. Y.) 55, Nr 1430 (1922) — *Année psychol.* 25, 1 (1925) — *Psyche* (Lond.) 1927, Nr 29, S. 8 (Zusatz zur Engl. Ausgabe von Helmholtz, *Physiol. Optik*) [vgl. dazu H. HARTRIDGE: *Brit. J. physiol. Ophthalm.* 7, 139 (1923)]. — LUMMER, O.: *Ziele der Leuchttechnik*. München-Berlin 1918 — *Die Lehre von der strahlenden Energie* (Optik). Müller-Pouilleits Lehrb. d. Physik, 10. Aufl., 2 III (1909). — MAXWELL, J. CL.: *Trans. roy. Soc. Edinb.* 21 (1855) — *Trans. roy. Soc. Lond.* 40, 57 (1861) — *Sci. pap.*, Cambridge 1890. — MAUTNER, L.: *Farbenlehre*. Wiesbaden 1894. — MÜLLER, G. E.: *Z. Psychol. u. Physiol.* 10, 1, 321 (1896); 14, 1, 161 (1897); 54, 9, 102 (1922) — *Darstellung und Erklärung der verschiedenen Typen der Farbenblindheit*. Göttingen 1924. — NAGEL, W. (betr. Duplizitätstheorie): *Zusätze zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik*, 3. Aufl., 2, 190–331 (1911). — OPPOLZER, R. v.: *Grundzüge einer Farbentheorie*. *Z. Psychol. u. Physiol.* 29, 183 (1902); 32, 321 (1903); sep. Leipzig 1902. — PARINAUD, H.: *La vision*. Paris 1898. — PARSONS, J. H.: *An Introduction to the study of colour vision*, 2. ed., spez. p. 203 ff. Cambridge 1924 (ausführlichste neuere Darstellung). — PEDDIE, W.: *Colour vision*. London 1922. — PFLÜGER, A.: *Ann. Physik* (4) 9, 185 (1902). — SCHENCK, F.: *Pflügers Arch.* 115, 545 (1906); 118, 129 (1907). — SCHJELDERUP, H. K.: *Z. Sinnesphysiol.* 51, 19 (1920). — SCHRÖDINGER, E.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa 134, 471 (1925) — *Die Gesichtsempfindungen*. Müller-Pouilleits Lehrb. d. Physik, 12. Aufl., 2, 456 (1926). — TSCHERMAK, A.: *Erg. Physiol.* 1 (2), 780 (1902); 2 (2) 726. 1903; 24, 330 (1925). — TSCHERNING, M.: *Optique physiologique*. Paris 1898 — (mit LARSEN): *J. Physiol. et Path. gén.* 24, 475 (1924). — WILBRAND: *Die Theorie des Sehens* (Vortrag). Wiesbaden 1913. — YOUNG, TH.: *Lectures on Natural Philosophy*. London 1802 — *Oeuvres ophthalmologiques*. Ed. par M. TSCHERNING. Copenhague 1904. — Bemerkt sei, daß die zur Erklärung der Farbenblindheit aufgestellten Spezialtheorien hier außer Betracht bleiben.

1. Dreikomponentenlehre.

Als älteste, noch heute weitverbreitete Theorie des Farbensehens sei zunächst die von YOUNG (1807), HELMHOLTZ (1852) und MAXWELL (1855) begründete Dreikomponentenlehre gewürdigt. In der Fassung von MAXWELL vertritt die-

selbe einerseits die Annahme von drei Faser- bzw. Zellarten, die auf alle Lichtarten, jedoch in spezifisch verschiedener Empfänglichkeit (entsprechend einer charakteristisch verschiedenen Valenzkurve) entweder mit Rot- oder mit Grün- oder mit Violett- bzw. Blauerregung antworten, andererseits die Hypothese, daß das Ausmaß der Beanspruchung einer einzelnen Faserart einer Rot- oder Grün- oder Violett- bzw. Blauempfindung bzw. Empfindungskomponente von verschiedener „Stärke“ entspreche, hingegen gleich starke Beanspruchung der Rot- und Grünart eine Gelbempfindung erzeuge, gleich starke Beanspruchung der Grün- und Violettart eine Blauempfindung, endlich gleich starke Beanspruchung aller drei Arten eine Weißempfindung hervorrufe. Dieses Verhalten sei durch das von YOUNG und HELMHOLTZ¹ entworfene Diagramm der spektralen Erregbarkeitskurven der drei im Receptionsapparat angenommenen Komponenten veranschaulicht (Abb. 193 A), wobei für alle drei Komponenten eine Empfäng-

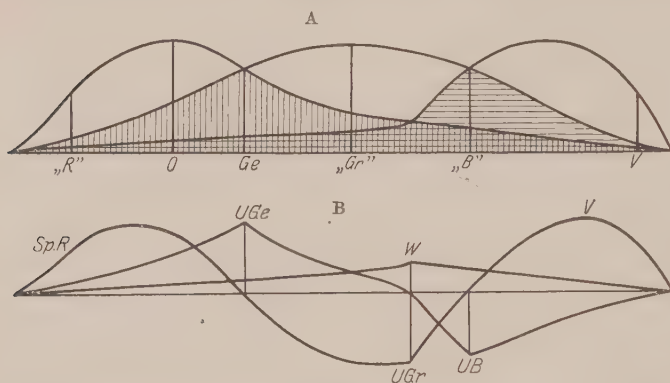


Abb. 193. A Diagramm der spektralen Erregbarkeitskurven der drei Komponenten — entsprechend Spektralrot, Gelbgrün, Violett oder Ultramarin — nach YOUNG und HELMHOLTZ, mit additiver Produktion von Gelb, Blau, Weiß. B Umzeichnung des Diagrammes nach YOUNG und HELMHOLTZ in ein Valenzkurvenschema nach Art des HERINGSchen.

lichkeit gegenüber allen Lichtarten, also eine Erstreckung ihrer Kurven über das ganze Spektrum angenommen wird². Die binären, Gelb und Blau entsprechenden Koinzidenzflächen seien daselbst einfach (vertikal und horizontal), die kleinere Weiß entsprechende Koinzidenzfläche doppelt schraffiert. Da andererseits die Gesamtheit der Strahlungen des Tageslichtes bei

der im Spektrum gegebenen Intensitätsverteilung den Eindruck Weiß erzeugt und dieser auf eine gleich starke Beanspruchung der drei Komponenten zurückgeführt wird, wird andererseits (wenigstens in der ursprünglichen Fassung der Theorie! — vgl. unten S. 564) der Flächeninhalt aller drei Kurven als gleich angenommen. — Die bezeichnete Form der Dreifaserhypothese³ ist schon des-

¹ Siehe auch die davon abweichende Kurvendarstellung (mit Ordinaten von kompensativer Gleichwertigkeit für gegenfarbige Lichter) bei A. FICK: Hermanns Handb. d. Physiol. 3 (1), 189 (1879).

² Im Gegensatz hierzu hatten J. v. KRIES und W. A. NAGEL [Z. Psychol. u. Physiol. 13, 259 (1897)] auf Grund zahlenmäßiger Gleichungscharakterisierung des Spektrums mittels Eichlichtern, speziell an Dichromaten, angenommen, daß langwellige Lichter bis mindestens I_{550} auf die Blaukomponente nicht merklich einwirken; demgegenüber besteht die Tatsache, daß Blauverstimmlung bereits tonrines Gelb (580–570) deutlich satter erscheinen läßt [später von J. v. KRIES selbst hervorgehoben, Nagels Handb. d. Physiol. 3, 220 (1905)].

³ Die Annahme von drei verschieden farbenempfindlichen Zapfenarten hat H. ÖHRWALL [Upsala Läk.för. Förh. 28, 77 (1922) — Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) 93, 165 (1923)], dem sich R. BÁRÁNY (Nord. Arch. Soc. Sci. Upsala 1927, Erg.-Bd., S. 1, spez. 8) anschloß, aufrechtzuerhalten versucht. Vgl. H. P. T. ÖRUM: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) 16, 1 (1904); ferner die Hypothese von J. WALLACE (Univ. med. Mag. Philadelphia, May 1894), daß der verschiedenen Länge der Zapfen eine funktionelle Verschiedenwertigkeit entspreche — s. auch A. KÖNIG u. J. ZUNFT: Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., physik.-math. Kl. 24. Mai 1894. Endlich sei kurz die Annahme von drei Zapfenarten mit verschiedener Erregungsfrequenz (Weiß-, Rot-, Gelb-Zapfen) seitens W. T. M. FORBES (Americ. J. psychol. 40, 1. 1928) erwähnt.

halb nicht aufrechtzuerhalten, weil sowohl für farbige wie für farblose Lichtreize tatsächlich der optische Raumsinn so fein abgestuft ist, daß in der Fovea centralis ein einzelner Zapfen (scheinbar sogar ein Anteil eines solchen) als physiologische Einheit für alle Erregungsarten anzusehen ist, während nach obigem erst jeder dritte bzw. zwei oder drei zugleich dafür in Betracht kämen.

Es kann daher nur eine *Dreikomponententheorie* vertreten werden in dem bereits von YOUNG vorgeahnten, auch von HELMHOLTZ erörterten¹ Sinne, daß die Zellen des retinalen Neuroepithels, speziell die Zapfen, zumal die Foveazapfen, einzeln zu dreierlei voneinander verschiedenen und selbständigen, unabhängig voneinander ablaufenden Arten von Erregung oder Reaktion befähigt seien. Es bleibt zunächst freigestellt, ob man sich diese Dreigliedrigkeit in struktureller Form, etwa in Gestalt einer intracellularen Differenzierung, beispielsweise als drei Fibrillenarten² in jedem Zapfen, speziell der Fovea, oder in Form von Reaktionsstoffen, etwa in extremer Reduktion in Form von dreierlei photochemischen Reizvermittlern³ denken will. Jedenfalls ist dabei für die ganze Schleitung⁴ mit der früher vertretenen Annahme zu brechen, daß der Erregungs- oder Leitungsvorgang innerhalb einer Nervenfasers *gleich* beschaffen wäre (Hypothese von der Identität der Nervenirregung nach E. DU BOIS REYMOND, BERNSTEIN, LANGLEY, CANNON — im Gegensatz zur Theorie einer funktionellen Heterogenität der Nervenfasern im Sinne E. HERINGS und A. TSCHERMAKS bzw. zur Theorie der Plurivalenz einer und derselben Nervenfasers im Sinne BABKINS).

Grundsätzlich und der historischen Entwicklung nach bedeutet die Dreikomponentenvorstellung einen Parallelschluß von gewissen Ergebnissen der Lichtmischung auf die Gliederung des Receptionsapparates, speziell eine Analogie zur Darstellbarkeit der Farbtöne (jedoch keineswegs des gesamten Systems aller möglichen farbigen Empfindungen!) aus drei passend gewählten Grundlichtern, beispielsweise aus Spektralrot, Grün (besser Gelbgrün) und Violett. Allerdings bedeutet, wie bereits betont (S. 412), dieses Ergebnis der Lichtmischung in Wahrheit nicht die Produktion der vierten Grundqualität an Farblton aus den drei anderen; vielmehr müssen die drei Grundlichter so gewählt sein, daß sie drei verschiedenen Quadranten des Farbltonkreises angehören, also die vierte Grundqualität wenigstens in einem der drei Lichter sozusagen mit gegeben ist (vgl. oben Satz 10). Dreilichtermischung bedeutet aber dann Vierfarblmischung, ebenso wie Dreipigmentmischung Produktion von vier Farben, und zwar von Grün als der vierten durch physikalische Lichtsubtraktion bedeutet. Die Dreizahl an gewählten Lichtern bzw. an hypothetischen Erregungs-

¹ „Jedes sensitive Filament der Nerven mag aus drei Anteilen (portions) bestehen, je einer für jede Grundfarbe“ (TH. YOUNG: Philos. Trans. 1802, 19); vgl. auch TH. YOUNG: Lectures on natural philosophy. London 1807; ferner H. HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 1. Aufl., 292; 3. Aufl., 2, 120.

² Die Annahme von „drei Arten von Fäden in jeder Sehnervenfasers“ hat H. SCHEFFLER (Die physiologische Optik. 2 Bde. Braunschweig 1865 — Naturgesetze. Leipzig 1883) ursprünglich vertreten, während er später dreierlei Stoffwechselvorgänge oder Radikale als den drei YOUNG-HELMHOLTZschen Grundfarben entsprechend postulierte, schließlich aber eine Hypothese „besonders strukturierter Träger oder Systeme mechanischer Lichterregung“ aufstellte.

³ Vgl. zur „abstrakten“ Fassungsweise des Komponentenbegriffes J. v. KRIES: Z. Psychol. u. Physiol. 13, 176 (1897) — Nagels Handb. d. Physiol. 3, 270 (1905). — Ebenso sei verwiesen auf die Annahme von drei Grunderregungskurven seitens P. LASAREFF: Ber. physik. Inst. Moskau 1 (1920) — Iontentheorie der Reizung. Bonn-Leipzig 1923 — Naturwiss. 13, 659 (1925). — Vgl. auch N. T. FEDOROW: Pflügers Arch. 202, 429 (1924).

⁴ H. AUBERT hat bereits 1865 (S. 179) die HELMHOLTZsche Bezeichnung von rot-, grün-, violett~~empfindenden~~ Fasern abgelehnt, hingegen von rot-, grün-, violett~~leitenden~~ gesprochen und auf die Schwierigkeit der minderen Sättigung des aus „Rot“ und „Grün“ gemischten Gelb hingewiesen.

komponenten kann die Tatsache der Vierzahl an Grundqualitäten der Farbenempfindung nicht verdecken. Der dreifachen Mannigfaltigkeit an Lichtern entspricht tatsächlich eine vierfache solche an Farben oder farbigen Valenzen. Die Vierfältigkeit auf dem Empfindungsgebiete bleibt von der Trias in der Lichtermischung und von der hypothetischen Dreikomponentigkeit des Receptionsapparates völlig unberührt. Gelb ist ebenso eine einfache Empfindung wie Rot und Grün, nicht ein Additionsprodukt beider¹. Weder Dreilichtermischung noch Farbdreieck oder Dreipigmentmischung bzw. Dreifarbendruck besitzen irgendwelche Beweiskraft zugunsten einer Dreikomponententheorie statt einer Vierfarbenlehre!

Andererseits bedeutet die Produzierbarkeit aller Farbtöne aus drei passend gewählten Lichtern keineswegs die Möglichkeit einer Reduktion der Mannigfaltigkeit des Farbensinnes auf drei Komponenten, da aus drei Grundlichtern von solcher Art zwar alle Farbtöne, hingegen Sättigungsstufen und Nuancen nur in weitgehender Bindung und Beschränkung erzeugt werden können (vgl. S. 410ff.). Jeder Vertreter einer Dreikomponententheorie muß erstaunt sein zu sehen, in welcher bescheidener Sättigung Gelb aus Spektralrot und Grün oder selbst Gelbgrün (wie es YOUNG und HELMHOLTZ zweckmäßigerweise wählten), ebenso Blau aus Grün und Violett produzierbar ist. Spektralgelb und Spektralblau bleiben dabei durchaus unerreichbar; eine vollständige Binär-Homogen-Gleichung mit ihnen ist erst möglich, wenn der Homogenhälfte Weiß zugesetzt wird. Gewiß kann dem Physiker die zweckmäßige Charakterisierung aller Farbtöne (durchaus nicht aller Farben!) in bezug auf drei Grundlichter, wie sie in der Konstruktion einer Farbentafel bzw. eines Farbdreieckes zum Ausdruck kommt, wertvoll und praktisch erscheinen; der Physiologe kann es jedoch nicht unterlassen, eine solche Ökonomie der Darstellung als eine bloß scheinbare zu erklären und den Versuch einer Reduktion des Farbensystems (d. h. der Mannigfaltigkeit nicht bloß an Farbenton, sondern auch an Sättigung (Verhüllung) oder Nuance auf drei Komponenten als unzulänglich und unberechtigt zu bezeichnen, wobei er sich auf exakte messende Beobachtungen zu stützen vermag. Auf jeden Fall müssen im Farbdreieck den drei spektralen Kardinalpunkten, welche sich durch klar faßbare Eigenschaften als vor allen anderen Spektrallichtern ausgezeichnet erweisen, *Ecken* zugewiesen werden, was jedoch bei Zuordnung der drei hypothetischen Erregungskomponenten zu drei Spektrallichtern unmöglich ist, da der Eindruck von Spektralgelb und Spektralblau überhaupt nicht durch Mischung von Spektralrot, Spektralgrün, Spektralolett hervorruft ist. Die oft (speziell von J. v. KRIES und E. EXNER) wiederholte Grundthese, daß sich die physiologischen Valenzen durch Angabe von drei Variablen erschöpfend darstellen lassen, ist eben in ihrer allgemeinen, vielfach vertretenen Fassung überhaupt unzutreffend. Für eine Charakteristik des Farbensinns genügt eine dreieckige Führung des Linienzuges; eine gleichzeitige Berücksichtigung der Sättigung (und Nuance) nötigt zu einer viereckigen Führung, wobei allerdings im Spektrum die dem Urrot entsprechende vierte Ecke fehlt (vgl. S. 415, 581). — Andererseits muß mit Nachdruck betont werden, daß die Darstellbarkeit aller Farbeindrücke nach drei Achsen oder Koordinaten, ebenso wie das NEWTONSche Gesetz der Mischbarkeit aller Farbtöne aus drei passend gewählten Lichtern keinerlei Beweisgrund für eine Dreikomponententheorie abgibt. Ebenso sei nochmals daran erinnert, daß die Gleichsetzungen Wellenlänge = Farbenton, Intensität = Helligkeit, Beimengung von weißem Licht = Sättigung und die Voraussetzung von Konstanz des Sehorgans durchaus

¹ So mit Recht von F. W. EDRIDGE-GREEN [J. of Physiol. **46**, 14 (1913)] betont gegenüber H. HARTRIDGE [ebenda **45**, XXIX (1913)].

unzulässige Fiktionen bedeuten, mit denen wohl schematisierend ein Physiker arbeiten kann, die jedoch ein kritischer Physiologe entschieden ablehnen muß¹.

Gewiß wird die Dreikomponententheorie der Verteilung der farbigen Valenzen im Spektrum, wie sie ohne jede Hypothese aus den Tatsachen der Empfindungsanalyse abzuleiten ist, im Prinzip gerecht, auch kommt hienach jedem farbigen Lichte neben der Farbvalenz eine Weißvalenz zu (vgl. Satz 6). Es ergibt sich dies bei Umzeichnung des obigen Diagramms in ein Kurvenschema (Abb. 193 B) nach Art des HERINGSchen, entsprechend vier urfarbigen Valenzen². Allerdings können hiebei die Kurven nicht völlig mit den auf Grund der Empfindungsanalyse entworfenen (nach HERING — Abb. 199 A S. 583) übereinstimmen, da auf jeden Fall in der (Spektral-) Rotkurve, bei Wahl eines gelblichen Grüns als zweiter Komponente auch in der Grünkurve, etwas Gelbvalenz mitgegeben ist, ebenso wie in der Violettcurve neben Rot- auch Blauvalenz gegeben erscheint, wodurch speziell eine Verschiebung des Maximums der resultierenden wahren Blauvalenzkurve bedingt wäre. Bei dieser Analogie bleibt jedoch eine sehr wesentliche Diskrepanz insofern bestehen, als der Gipfel der durch Ordinatengleichheit aller drei Erregbarkeitskurven bezeichneten Koinzidenzfläche im Grün gelegen erscheint und, wie immer man das Detail der Kurvenführung wählen mag, immer noch jenseits des reinen Gelb in die Grünregion zu fallen kommt, wobei das Heranbringen gleichzeitig die Sättigung des Gelb noch mehr herabsetzt. Die dem Gelb entsprechende binäre und die dem Weiß entsprechende ternäre Koinzidenzfläche können ihre Gipfel niemals am gleichen Orte haben; es kann nicht an derselben Stelle Ordinatengleichheit einerseits nur für die *R*- und *Gr*-Kurve, andererseits aber auch für alle drei Kurven bestehen. Damit erscheint eine Erklärung der Tatsache, daß beim Tagessehen (S. 384) die spektrale Weißvalenzkurve nicht wie beim Dämmerungssehen und bei der Kurvendarstellung (in Abb. 193 B) im Grün, sondern in der Gelbregion gipfelt — wie dies indirekt das elektiv-adaptative Verhalten absolut farbloser Gleichungen, direkt, wenn auch nicht ganz einwandfrei die relativ farblosen Peripheriewerte dartun —, nach der Dreikomponententheorie ohne besondere Hilfsannahmen ausgeschlossen. Dieser Gegengrund sei daher mit allem Nachdrucke betont (TSCHERMAK).

Die These, daß das Weiß (speziell das Zapfenweiß) von den farbigen Erregungskomponenten abhängt und einer gleich starken Beanspruchung aller drei Arten entspreche, widerspricht einerseits dem Ergebnis der Empfindungsanalyse, daß die Weißempfindung eine einfache, nicht zusammengesetzte, oder mehrkomponentige ist. Allerdings läßt sich dieser Widerspruch durch die Zonentheorie umgehen (vgl. S. 565). Unbestreitbar ist jedoch die Widerlegung durch die nun klargestellte Tatsache, daß auch beim Tagessehen die Weißerregbarkeit oder Weißermüdung von der farbigen Erregbarkeit oder Ermüdung prinzipiell unabhängig ist, also nicht einer gleichmäßigen Beanspruchung der drei Farbkomponenten entsprechen kann. Bei Verwendung höherer Lichtstärke und Einwirkungsdauer kann infolge einer allgemeinen chromatischen Lichtwirkung, d. h. Minderung der farbigen Verstimbarkeit oder Verschieblichkeit der Kardinalpunkte der Anschein einer Abhängigkeit beider Erregbarkeitsarten hervorgerufen werden (vgl. S. 460). Jedenfalls wird von der Dreikomponententheorie angenommen, daß sich die Stimmungen des Sehorgans auf Verschiedenheiten in der Erregbarkeit

¹ Vgl. speziell die Ausführungen bei H. GOLDMANN: Pflügers Arch. **194**, 490, spez. 522 (1922).

² Vgl. damit den Versuch einer Umrechnung der Dreizahl der KÖNIGSchen Elementarempfindungskurven in eine Vierzahl von Valenzkurven im Sinne HERINGS bei E. SCHRÖDINGER [Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa **134**, 471 (1925)], R. HIECKE [Z. Sinnesphysiol. **58**, 111 (1927)] und A. BRÜCKNER [Ebenda **58**, 322 (1927)].

dreier Komponenten beziehen lassen, während der zweite Satz (von HELMHOLTZ), daß die Erregbarkeit der einzelnen Komponente sich ausschließlich nach Maßgabe ihrer Tätigkeit modifiziere (weshalb die farbige Verstimmung einer entsprechend gesteigerten Erregbarkeit für das komplementäre Licht entspreche), verschieden beurteilt wird (vgl. speziell J. v. KRIES¹).

Mit der Nötigung, an Stelle des Dreikomponentenweiß einen selbständigen Weißprozeß, auch beim Tagessehen, speziell auch in den Zapfen, anzunehmen, entfällt jedoch ein wesentliches Argument, welches die Dreikomponentenlehre — wie wir sahen mit Unrecht — aus dem Tatbestand der Lichtermischung hergeholt hatte.

Die fünf Instanzen: *tatsächlich* vierfarbiger Charakter der erforderlichen *drei* Komponenten, Unzulänglichkeit gegenüber der tatsächlichen Mannigfaltigkeit des Farbensystems, Bestehen von drei in gleicher Weise durch Einfachheit und Invarianz des Farbentons sowie durch maximale Sättigungsdifferenz ausgezeichneten Punkten im Spektrum, welche dem Urgelb, Urgrün, Urblau entsprechen, Lage des Maximums der Weißvalenzkurve beim Tagessehen im Gelb, prinzipielle Unabhängigkeit von farbloser und farbiger Erregbarkeit bzw. Ermüdung nötigen m. E. dazu, jede Dreikomponententheorie des Farbensinnes abzulehnen und die Dreilichterökonomie auf bloße Charakterisierungsmöglichkeit des Farbentones zu beschränken. Es bedarf kaum der Vervollständigung dieses Urteiles durch den Hinweis darauf, daß die Dreikomponententheorie den positiven Empfindungscharakter des Schwarz, welches mit Fehlen von peripheren Reizen keineswegs identisch ist (Eigengrau! — vgl. Satz 1), völlig unberücksichtigt läßt.

Auch der Tatsache der paarweisen Alternanz und Koppelung der vier Grundfarben, speziell der relativen Farbenblindheit im indirekten Sehen (Satz 11) mit dem gleichmäßigen Gefälle der Rot- und Grünerregbarkeit und mit den von Sättigung und Feldgröße abhängigen Farbgrenzen bzw. mit der Erscheinung farbloser Reste wird die Dreikomponententheorie durchaus nicht gerecht; dies vermag nur eine Theorie von vier Grundfarben mit paarweiser Bindung². Analoges gilt von der Tatsache³ der Abhängigkeit der spezifischen Farbschwelle von der Flächengröße bzw. vom Farbloserscheinen farbiger Lichter von mäßiger Stärke unter sehr geringem Öffnungswinkel (in Form der Minimalfeldhelligkeiten — vgl. S. 355, 370). Hingegen faßt die Dreikomponententheorie den Unterschied zwischen sog. Rot- und Grünblinden (Protanopen und Deutanopen) klar und scharf durch die Erklärung als Produkte von Ausfällen je einer der drei Komponenten oder wenigstens als verschiedenartige binäre Reduktionsformen des normalen Dreikomponentensystems in allgemeinem Sinne⁴. Dabei muß jedoch heute zugegeben werden⁵, daß der Empfindungsweise nach *beide* Typen Rotgrünblindheit zeigen (und zwar auf Grund des empfindungsanalytischen Ergebnisses von Zweikomponentigkeit der Farbempfindungsreihe beider Typen unter Übereinstimmung mit dem Farbentüchtigen bezüglich Gelb und Blau, ferner auf Grund der

¹ KRIES, J. v.: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 218 (1905).

² Speziell ausgeführt von E. HERING: Graefes Arch. **34** (4), 63 (1889). — Vgl. auch J. v. KRIES („Das Sehen der exzentrischen Netzhautstellen weist mit Notwendigkeit auf eine der Vierfarbentheorie entsprechende Gestaltung hin“): Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 202, 267, 271, 872 (1905) — Zusätze zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 359 (1911). Ebenso BERRY: Brit. J. Ophthalm. **4**, 537 (1920).

³ So betont bereits A. FICK [Hermanns Handb. d. Physiol. **3** (1), 199 (1879)], daß das Farbloserscheinen farbiger Lichter auf kleinem Felde sich nicht ungezwungen aus der Dreikomponententheorie erklären lasse; bezüglich der Beobachtung (E. FICK) von Farbigererscheinungen einer Mehrzahl einzeln farblos erscheinender kleinster Farbfeldchen sei auch an die Steigerung der Belichtung durch Aberration erinnert (vgl. oben S. 500).

⁴ Vgl. speziell J. v. KRIES: Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 268, 270 (1905).

⁵ Vgl. auch J. v. KRIES: Zusätze zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 357 (1911).

Aussage einseitig Partiellfarbenblinder und Partiellfarbenschwacher¹). Kritisch sei bemerkt, daß m. E. der gegenwärtige Stand an Beobachtungen — vor allem bezüglich der Eichung des Spektrums (vgl. oben S. 402, 417) — überhaupt nicht ausreicht, die Auffassung der beiden Typen Rotgrünblinder als verschiedenartiger Produkte von Ausfall oder Reduktion im peripheren Apparate zu begründen, wenigstens nicht zur Erschließung von dessen Dreikomponententigkeit beim Farhentüchtigen. Keinesfalls kann der Vorteil einer Ausfalls- oder Reduktionsauffassung der beiden Typen Rotgrünblinder über das Versagen der Dreikomponentenlehre gegenüber den oben formulierten Instanzen hinweghelfen! — Andererseits werden (seitens v. KRIES) die Extremfälle der Variation unter den Farhentüchtigen, die anscheinend zwei Typen aufweist (vgl. S. 356 ff.) — nämlich die *sog. anomalen Trichromaten* — als Alterationsformen betrachtet. Dabei wird (seitens v. KRIES) angenommen, daß zwei Komponenten derart modifiziert seien, daß sie nicht wie sonst erheblich verschiedene, sondern annähernd übereinstimmende Empfänglichkeitskurven besitzen. Eine analoge Vorstellung — nämlich allmähliche Annäherung, schließlich Übereinstimmung aller drei Kurven — war bereits früher (durch A. FICK²) zur Erklärung der Farbenblindheit im indirekten Sehen vertreten worden; doch spricht deren bloß *relativer* Charakter, speziell ihrer Abhängigkeit von der Größe der gereizten Fläche (zumal das Hervortreten der Farbe bei Erweiterung des Feldes nach der Peripherie hin), entschieden gegen eine solche Erklärung (vgl. S. 351 ff.).

Über die Helligkeit farbiger Eindrücke überhaupt wie über die Helligkeitsverteilung im Spektrum sagt die Dreikomponentenlehre in ihrer ursprünglichen Form nichts aus. Wollte man die Helligkeit der Dreikomponentenkoinzidenz gleichsetzen, welche oben als Ausdruck der Weißvalenz genommen wurde, so ergäbe sich der Widerspruch, daß die Koinzidenzfläche der drei Komponenten im Grün gipfelt, während die spektrale Helligkeitsverteilung beim Tagessehen das Maximum im Gelb aufweist; dabei begünstigt das Hervortreten der Farben bei zentraler oder mäßig indirekter Betrachtung zwar dem Anscheine nach die langwelligen Lichter an Helligkeit und benachteiligt die kurzwelligen, ohne jedoch den Gipfel selbst gegenüber dem relativen Farbloserscheinen im stark indirekten Sehen zu verschieben. Die Frage der Beteiligungsverhältnisse der drei Komponenten an der Produktion der Weißerregung sowie an der Erzeugung der Empfindungsqualität farbiger wie farblosener „Helligkeit“ wird allerdings von neueren Vertretern der Dreikomponententheorie anders beantwortet. So betrachtet KÖNIG auf Grund der Eichung des Spektrums mittels eines Rothlaugemisches die farbige Helligkeit der verschiedenen Lichter als bedingt durch ihre „Rotvalenz“ — im Gegensatz zur Einflußlosigkeit ihrer „Blauvalenz“. Auf die bezügliche Stellungnahme von F. EXNER wird gleich später (S. 563) einzugehen sein³.

Die Wahl der drei angenommenen Komponenten nach dem Farbencharakter wurde seitens der einzelnen Vertreter des YOUNG-MAXWELL-HELMHOLTZschen Grundprinzips einigermassen verschieden getroffen, wie die nachstehende Übersicht zeigt.

¹ KRIES, J. v.: Zusätze zu HELMHOLTZ: *Physiol. Optik*, 3. Aufl., 2, 355 (1911). Angesichts der Zwischenstellung der beiden Arten anomaler Trichromaten zwischen den normalen Farhentüchtigen und den beiden Arten von Dichromaten deutet der Autor (S. 357) allerdings die Möglichkeit an, auch die letzteren nicht als Ausfallsprodukte, sondern als Grenzfälle extremer Modifikation analoger Art aufzufassen.

² FICK, A.: *Verh. physik.-med. Ges. Würzburg* 5, 129 (1873) — *Arb. physiol. Inst. Würzburg* 4, 213 (1878) — *Hermanns Handb. d. Physiol.* 3 (1), 206 (1879) [vgl. auch bereits TH. LEBER: *Graefes Arch.* 15 (3), 26 (1869)] — *Pflügers Arch.* 17, 152 (1878); 43, 441 (1888); 47, 274 (1890). — Vgl. dazu speziell die Kritik seitens E. HERING: *Lotos* 1, 1 (1880) — *Pflügers Arch.* 40, 1 (1887); 47, 417 (1889) — *Graefes Arch.* 35 (4), 63 (1889).

³ J. v. KRIES läßt die Frage offen [*Nagels Handb. d. Physiol.* 3, 270 (1905)].

Autor	Komponentenbezeichnung			Begründung
	I (R)	II (Gr)	III V od. B	
YOUNG	Rot	Grün	Violett	Mischbarkeit aller Farbtöne „aus den entsprechenden Lichtern“.
MAXWELL	Rot etwa entsprechend L_{630}	Grün etwa L_{530}	„Blau“ etwa L_{457}	„Blau“ (rötlich) gibt an Stelle von (äußerstem) Violett befriedigendere, d. h. weniger sättigungsdifferente Tongleichungen mit homogenen Lichtern.
HELMHOLTZ ¹	äußerstes Spektralrot, später Rot gegen Purpur zu, komplementär zu L_{497}	Grün zwischen L_{560} bis L_{540} , später L_{560} bis L_{550}	„Blau“ vom Farbenton des Ultramarins	auf Grund der höchsten Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeit und Farbenton.
ABNEY ²	L_{671}	L_{617}	L_{466}	—
S. EXNER ³	äußerstes Spektralrot	Grün zwischen $E(527)$ und $b(517)$	Blau	Violett ändert bei Ermüdung des Auges mit einem der beiden anderen „Grundlichtern“ deutlich seinen Farbenton.
A. FICK ⁴	Rot von supraspektraler Sättigung und von einem dem Carminrot ähnlicherem Farbenton als Spektralrot	Grün	Blau	Violett stehe relativ zu weit ab von Grün — verglichen mit Rot und Grün.
KÖNIG und DIETERICI ⁵ (1886)	äußerstes Spektralrot	Grün etwa L_{502}	äußerstes Violett	Mischbarkeit aller Farbtöne aus den entsprechenden Lichtern, Fehlen einer Farbentonänderung in beiden Endstrecken.
KÖNIG und DIETERICI ⁶ (1893)	Rot gegen das Purpur zu, also jenseits des äußersten Spektralrot — komplementär zu L_{500} bis L_{490}	Grün etwa L_{505}	Blau etwa L_{470}	Obige Annahme aufgegeben und durch vorstehende ersetzt, weil erst dann die dichromatischen Systeme als differente Reduktionsformen des trichromatischen Systems darstellbar werden.
F. EXNER ⁷	ganz schwach gelbliches Rot gegen das Purpur zu, etwas jenseits des äußersten Spektralrot — komplementär zu L_{494} (Radde-Skala Nr. 25)	Grün L_{508} (Radde-Skala Nr. 15—16)	Blau (Indigo) L_{475} (Radde-Skala Nr. 19—20)	auf Grund von Konstanz des Farbentons bei Wechsel der Lichtstärke; also intensitätsinvariante Lichter bzw. Schnittpunkte der drei Grundempfindungskurven.

¹ HELMHOLTZ, H. v.: Z. Psychol. u. Physiol. **2**, 1 (1891); **3**, 108 (1892); auch Physiol. Optik, 2. Aufl., 437, 456.

² ABNEY, W. DE W.: Philos. Trans. **177**, 423 (1886); **193**, 259 (1899); **205**, 333 (1906). Proc. roy. Soc. Lond. A **87**, 415 (1912). — Siehe auch W. WATSON: Ebenda **88**, 404 (1913).

³ EXNER, S.: Pflügers Arch. **1**, 375 (1868).

⁴ FICK, A.: Hermanns Handb. d. Physiol. **3** (1), 195 (1879).

⁵ KÖNIG, A. u. C. DIETERICI: Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **1886**.

⁶ KÖNIG, A. u. C. DIETERICI: Z. Psychol. u. Physiol. **4**, 241 (1892) — Ges. Abh. S. 60, 214.

⁷ EXNER, F.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa **111**, 857 (1902). Bemerkenswert ist, daß derselbe Autor findet, daß ästhetisch neben reinem Rot, Grün,

Zu dieser vergleichenden Zusammenstellung sei bemerkt, daß die erst durch scheinbare Synthese zu gewinnende vierte Farbenqualität, nämlich das Gelb, um so unvollkommener bzw. unsatter ausfällt, je weiter abstehend im Spektrum die Rot- und die Grünkomponente gewählt werden, und daß sie geradezu ganz oder fast ganz ausfällt, wenn als erste Komponente (nach A. FICK, KÖNIG und DIETERICI [1893], F. EXNER) ein noch über das langwellige Ende des Spektrums hinausgelegenes Rot, also angenähert Urrot, als zweite etwa Urgrün (L_{505} oder L_{508}) gewählt wird. Die Mischung solcher Lichter ergäbe — wie bereits die tatsächliche Mischung von $L_{670} + L_{508}$ (nahezu) Urrot oder Urgrün von abnehmender Sättigung, dazwischen aber angenäherte Farblosigkeit oder höchstens eine sehr unsatte, sehr schwach gelbliche Übergangsfarbe. Das tatsächliche Vorkommen sattgelber Empfindungen bleibt dabei unerklärbar. Andererseits muß mit Nachdruck darauf hingewiesen werden, daß die Gleichsetzung der *Gr*- und *B*-Komponente mit den Spektrallichtern L_{508} und L_{475} seitens F. EXNER¹ auf Grund ihrer physiologischen Sonderstellung, nämlich der empirischen Auszeichnung durch Fehlen des BEZOLD-BRÜCKESchen Phänomens, geschah, wodurch diese Lichter dem 2. und 3. Kardinalpunkt im Sinne HERINGS (bei der gegebenen Zustandslage!) gleichkommen; ebenso entspricht das dritte intensitätsinvariante Licht L_{577} dem 1. Kardinalpunkt, dem hinwiederum nur ein Zusammenwirken der spektralen *Gr*-Komponente mit einer gelblichen *R*-Komponente von supraspektraler Sättigung — nicht aber mit der angenommenen etwa urroten ersten Komponente — äquivalent sein könnte.

Verzichtet man auf eine volle Charakterisierung der Erregungsweise der drei hypothetischen Komponenten durch bestimmte Spektrallichter², begnügt man sich also mit einer bloßen Wellenlängencharakteristik des Farbentons und nimmt man an, daß allen drei Komponenten oder (bei Wahl zweier Komponenten entsprechend dem Urgrün und dem Urblau) wenigstens der Rotkomponente eine noch sattere supraspektrale Empfindung entspräche (wie ja eine solche durch bestimmte Spektrallichter produzierbar ist, wenn das Auge zuvor durch gegenfarbige Lichter

Blau auch das (reine) Gelb eine „besondere Stellung“ einnimmt [ebenda **111**, 901 (1902)]. – Vgl. auch STEINDLER: Ebenda **115**, 115 (1906). – Siehe auch den Ansatz folgender Grundwerte in F. AIGNERS Resonanztheorie des Farbensehens (ebenda **131**, 299 (1922)):

Maximum der Rotkurve L_{577}	entsprechend dem reinen Gelb,
„ „ Grünkurve L_{550}	— zugleich Maximum der Helligkeitskurve beim
	Tagesehen bzw. Zapfenkurve,
„ „ (ausgeglichenen) Blaukurve	— erstes: L_{550} , zweites: L_{440} .

¹ Für den von F. EXNER (Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa III, 857 [1902]) auf Grund der Dreikomponententheorie deduzierten vierten Punkt bei L_{494} ist der Nachweis der Farbenkonstanz bei Intensitätsvariation nicht gelungen. Als Schnittpunkte der drei Kurven ergeben sich bei:

KÖNIG	573	503	496	450 (!)
ABNEY	577.2	515	500	—
F. EXNER	577	508	494	475
FRANK ALLEN	577	515	500	480

[vom letztgenannten als „Gleichgewichtspunkte“ bei farbiger Ermüdung bestimmt, bei welcher, wie bei jeder Lichtreizung, eine direkte und eine Reflexwirkung in der Netzhaut sich kombinieren sollen — Amer. J. physiol. Opt. **5**, 341, 420 (1924)].

² Bereits A. Fick [Hermanns Handb. d. Physiol. **3** (1), 195 (1879)] hat die (in dieser Allgemeinheit unzulängliche!) Forderung erhoben, daß mindestens eine der Grundfarben vom Pol bzw. Schwerpunkt weiter abliegend als die im Ton entsprechende Spektralfarbe - also von supraspektraler Sättigung - angenommen werden müsse. Vgl. auch ebendort (S. 200) seinen Versuch einer Erklärung des BRÜCKE-Bezold'schen Phänomens nach der Dreikomponententheorie.

„ermüdet“ wurde¹), so könnten ja theoretisch durch gleichzeitige Beanspruchung der ersten und zweiten Komponente gelbe, der zweiten und dritten blaue Eindrücke von der Sättigung der spektralen erreicht werden. Doch bleibt auch dann die Tatsache bestehen, daß die Sättigungsdifferenzmaxima bzw. die Ecken im Linienzug der Spektrallichter nicht den Radianten oder Regionen der drei Komponenten entsprechen, sondern deutlich davon abweichen und auf die Form eines (unvollständigen) Vierecks (vgl. Abb. 198) hinweisen. Eine nahezu geradlinige Führung der Spektralkurve im Gelb wie im Blau (wie in Abb. 194 und 195) bleibt eine Unmöglichkeit (vgl. die näheren Ausführungen oben S. 414).

Während HELMHOLTZ sich wohl bewußt gewesen sein dürfte, das psychische Gebiet mit seiner Dreikomponententheorie nicht erfassen zu können², meinte KÖNIG³ denselben Grundgedanken auch auf jenes Gebiet fortführen zu können und behandelte die aus der Lichtermischungslehre hergeleitete Trias einfach als

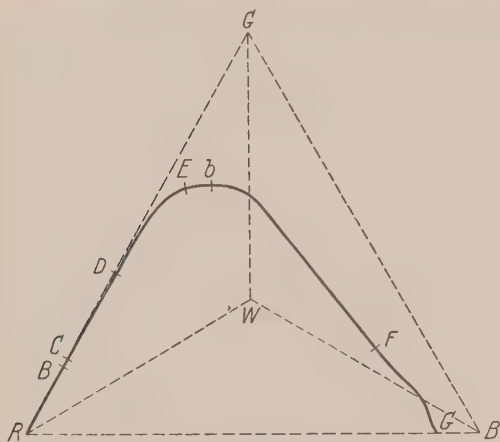


Abb. 194. Mischlinienzug der Spektrallichter um den Schwerpunkt (W — entsprechend Weiß) des umschriebenen Dreiecks, dessen Eckpunkte den drei Komponenten im Sinne der YOUNG-HELMHOLTZschen Theorie entsprechen; sog. Mischungsdreieck nach der Schwerpunktsregel. (Nach F. EXNER.)

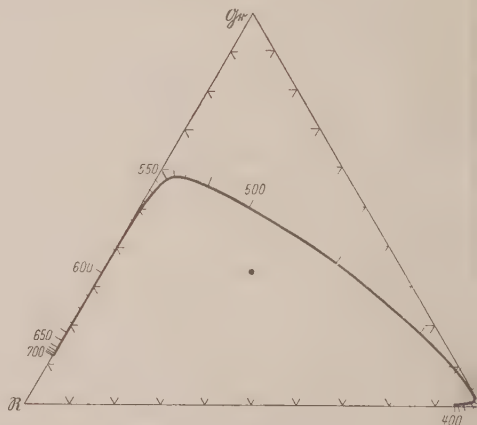


Abb. 195. Mischliniendreieck nach der Schwerpunktsregel. (Nach IVES.)

System von Elementarempfindungen. Daß er mit der These einer dreikomponentigen Gliederung des ganzen Sehorgans — abgesehen von den eben erwähnten Folgen der andersartigen Wahl der Komponenten nach Farbencharakter — in klaren Widerspruch mit den Ergebnissen der Empfindungsanalyse, speziell mit der Tatsache der Einfachheit der Gelbempfindung⁴ sowie der Weißempfindung,

¹ Gerade auf Grund dieser Beobachtung hat v. KRIES (Physiol. Optik, 3. Aufl., 2, 375) einen solchen Standpunkt vertreten. F. EXNER (1902) bezeichnet es als ganz wohl denkbar, ja fast gewiß, daß alle drei „Grundempfindungen“ in einem normalen Auge einzeln gar nie zustande kommen, uns also eigentlich unbekannt bleiben.

² Allerdings bezeichnet HELMHOLTZ selbst (Physiol. Optik, 1. Aufl., S. 396) die „Empfindung des Weiß als nicht einfach, sondern in einem bestimmten Verhältnis aus den Empfindungen der drei Grundfarben zusammengesetzt“. Vgl. die Bemerkungen von J. v. KRIES: Nagels Handb. d. Physiol. 3, 131 (1905).

³ A. KÖNIG: Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 1894 — nachdem bereits M. WOINOW [Graefes Arch. 21 (1), 223 (1875)] viererlei Weiß (Stäbchenweiß, Rotgrünweiß, Gelbblauweiß, Vierfarbenweiß), W. PREYER [Pflügers Arch. 25, 31 (1881)] einfach Stäbchenweiß und trichromatisches Weiß angenommen hatten.

⁴ Vgl. u. a. deren spezielle Bestreitung seitens H. LAURENS u. W. F. HAMILTON: Amer. J. Physiol. 65, 547 (1923).

geriet, bedarf kaum der näheren Ausführung. Gleichwohl hat diese psychologische Fassung der Dreikomponententheorie besonders unter den Physikern zahlreiche Anhänger gefunden, so auch an F. EXNER (und seiner Schule), welcher die von KÖNIG und DIETERICI gegebenen Grundempfindungskurven (vgl. Abb. 196) als fast¹ ganz richtig ansieht und nach der von ihm vorgeschlagenen Korrektur (Komponente II (*Gr*) entsprechend L_{508} statt L_{505} , III (*B*) entsprechend L_{475} statt L_{470}) einfach als Tatsache behandelt. Er stützt sich dabei speziell darauf, daß eine Berechnung der Farbhelligkeiten² von drei Pigmentpapieren, deren Eindrücke im Ton den „Grundempfindungen“ entsprechen, zu reduzierten Kurven für letztere führt, deren Umrechnungs-

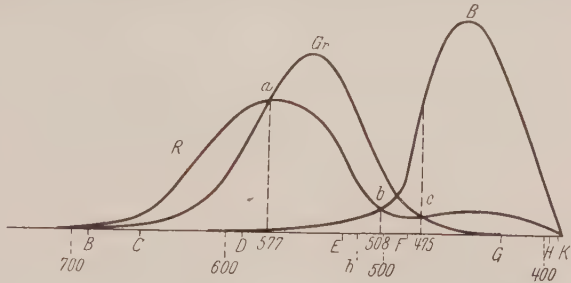


Abb. 196. Diagramm der drei Grundempfindungskurven, d. h. der reduzierten, an Ordinatenhöhe nicht ausgeglichenen spektralen Erregbarkeitskurven der drei Komponenten nach KÖNIG und DIETERICI, modifiziert nach E. EXNER (Komponente II entsprechend L_{508} statt L_{505} , Komponente III L_{475} statt L_{470}). Intensitätsinvariante Lichter entsprechend den Schnittpunkten der Kurven bei a L_{577} , b L_{508} , c L_{475} .

¹ ROENNE, H.: Acta ophthalm. (Kopenh.) **1**, 147 (1923). — Eine vierte Komponente für das den Insekten sichtbare Ultraviolett wurde von A. KÜHN (Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1924**, 66), O. KÖHLER [Z. vergl. Physiol. **1**, 84 (1922)], G. E. MÜLLER (a. a. O. 1924) vermutet.

² Zur Ermittlung der Farbhelligkeit wird von der nach der F. EXNERSchen Methode (s. oben S. 372) bestimmten Gesamthelligkeit ($R = 0,42$, $Gr = 0,45$, $B = 0,12$) der durch beigemischtes weißes Licht bedingte Helligkeitsanteil ($0,287$; $0,384$; $0,110$) subtrahiert ($h_p = H - h_w$). Aus dem Differenzwert wird dann der relative Anteil der gesättigten drei Komponenten am Mischungsgrau ($h_p \times \text{Sektorengröße}$) errechnet, wobei F. EXNER folgende Werte findet:

$$R : Gr : B = 1 : 0,756 : 0,024 \\ = 43,33 : 32,76 : 1.$$

Hingegen hatte bereits vorher W. DE W. ABNEY [Philos. Trans. **177**, 423 (1887); **183**, 531 (1892); **193**, 259 (1899); **205**, 333 (1906)] — vgl. dazu W. WATSON: Proc. roy. Soc. Lond. A **88**, 44 (1914)] unter Zugrundelegung von L_{671} , L_{517} , L_{466} als Komponenten das stark davon abweichende Verhältnis

$$R : Gr : B = 175 : 76 : 1$$

aufgestellt. [Siehe auch den Versuch N. T. FEDOROWS, aus einer Dreikomponentengleichung eine quantitative Bestimmung von Farbenton, Weißgehalt und Helligkeit jeder Farbe abzuleiten — Pflügers Arch. **202**, 429 (1924).] M. E. sind alle diese Aufstellungen von recht problematischer Bedeutung. Mit der „Reduktion“ der drei Grundempfindungskurven kommt eigentlich die früher vertretene Übereinstimmung der intensitätsinvarianten Punkte des Spektrums mit Schnittpunkten jener Kurven in Wegfall, wenn sie auch — ebenso wie die Flächengleichheit — von F. EXNER selbst für die korrigierten Kurven ohne Reduktion festgehalten wird.

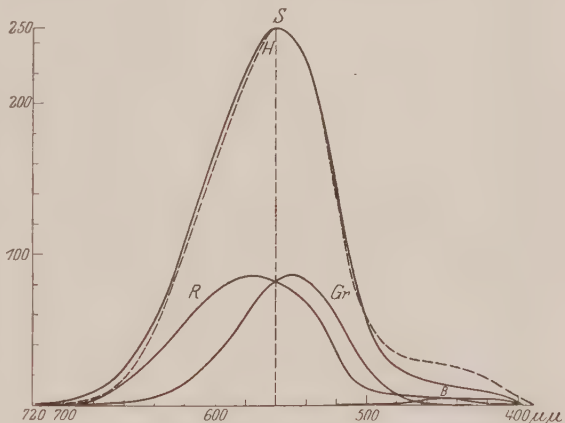


Abb. 197. Diagramm der drei Grundempfindungskurven nach F. EXNER, und zwar der reduzierten und an Ordinatenhöhe ausgeglichenen spektralen Erregbarkeitskurven der drei Komponenten — Komponente I entsprechend ganz schwach gelblichem Rot mit Maximum L_{677} , Komponente II entsprechend L_{508} mit Maximum bei L_{500} , Komponente III entsprechend L_{475} mit Maximum bei L_{480} ; — errechnete (S) empirisch gefundene (H) Helligkeitsverteilung für das Tagesssehen mit Maximum bei L_{500} .

werte der von ihm nach besonderer Methode (vgl. oben S. 372) ermittelten Helligkeitsverteilung im Sonnenlichtspektrum für das Tagessehen mit Maximum L_{560} recht angenähert entsprechen (vgl. Abb. 197). Die bisher von den meisten Anhängern der Dreikomponententheorie vertretene Voraussetzung von Inhaltsgleichheit der drei Kurvenflächen wird damit von F. EXNER¹ aufgegeben (im Anschlusse an ABNEY²) und durch die Annahme ersetzt, daß der Empfindung Weiß ein von 1:1:1 abweichendes, charakteristisches Erregungsverhältnis der drei Komponenten entspräche, speziell unter Hinweis auf den geringen Einfluß der Beimengung blauen Lichtes auf die Gesamthelligkeit. Andererseits ist ROENNE auf Grund der Analyse der spektralen Eichkurven (gewonnen mit L_{630} , L_{515} , L_{475}) dazu gelangt, an Stelle von drei fünf Komponenten für den Farhentüchtigen aufzustellen³.

Im Gegensatz zu einem solchen Ausbau der Grundempfindungshypothese von physikalischer Seite beschränkt die *Zonentheorie* (speziell vertreten von v. KRIES⁴) das Dreikomponentenprinzip auf die Peripherie bzw. auf den Aufnahmsapparat, ja in extremer Eventualität auf die Reizvermittler bzw. Sehstoffe⁵, nimmt hingegen zentralwärts eine Umsetzung in Prozesse anderer Art an und akzeptiert für die zentraleren Stationen, speziell für die psychophysische Sphäre, den Tatsachen der Empfindungsanalyse entsprechend, eine physiologisch ausgezeichnete Stellung der farblosen Empfindung, evtl. auch das Vierfarbenprinzip mit der Idee von zwei gegenfarbigen Empfindungspaaren. Das Zonenprinzip hat speziell BERNSTEIN⁶ ausgestaltet, und zwar in der Form, daß Beanspruchung jedes der vier evtl. sechs in den Zapfen vertretenen Sehstoffe (entsprechend einer Weißvalenz jedes Lichtes) einerseits in den tieferen Stationen der Sehleitung Weißerregung, andererseits in den höheren farbige Erregung zustande bringe, wobei sich Rot- und Grünerregung, Gelb- und Blauerregung, evtl. auch Gelbgrün- und Violetterregung durch eine hemmende Nebenleitung in ihrer Wirkung auf die Endstation aufheben. Die Einrichtung für die Weißerregung wird als die phylogenetisch ältere, die Einrichtung für farbige Erregung und zwar zunächst für Gelbblau-, dann erst für Rotgrünerregung als die jün-

¹ Die Ordinaten der Kurve I (R) mit sekundärem Maximum bei L_{440} sind im Violett nach der Mutmaßung von A. KÖNIG selbst (Ges. Abh. S. 365) und von F. EXNER (1920, S. 42) zu hoch angesetzt und wurden demgemäß von letzterem korrigiert. [Vgl. auch H. E. IVES: J. Frankl. Inst. **1907**. — WATSON, W.: Proc. roy. Soc. Lond. A **88**, 404 (1913). — HIECKE, R.: Z. Sinnesphysiol. **58**, 111 (1927). — HASCHKE, E.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. IIa **136**, 461 (1927).]

² ABNEY, W. DE W.: Philos. Trans. roy. Soc. **205**, 333 (1906).

³ ROENNE, H.: Acta ophthalm. (Kopenh.) **1**, 147 (1923).

⁴ KRIES, J. v.: Arch. (Anat. u.) Physiol. **1882**, Suppl. S. 4 — Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 130, 269 (1905) — zusammenfassend in den Zusätzen zu Helmholtz: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 359, 375 (1911). — Die Möglichkeit einer gleichzeitigen Annahme des Dreikomponentenprinzips für den Erregungsvorgang und des Vierfarbenprinzips für den Empfindungsprozeß hat zuerst H. AUBERT (1876, S. 517) erörtert; sodann hat DONDER (1880 — vgl. unten S. 570) diesen Gedanken behandelt. Vgl. auch die Ausführungen von H. K. SCHJELDERUP [Z. Psychol. u. Physiol. **51**, 19 (1920)], welcher drei Staffeln unterscheidet, und zwar eine dreikomponentige retinale, eine corticale mit sechs unabhängigen Farbkomponenten und eine Zwischenstaffel, an welche der Antagonismus der Gegenfarben gebunden sei.

⁵ So nimmt P. LASAREFF [Ionentheorie der Reizung, S. 22. Bern-Leipzig 1923 — Pflügers Arch. **201**, 333 (1923)] drei lichtempfindliche Farbstoffe in der Netzhaut an, aus denen photochemisch Ionen bestehen, welche die Nervenendigungen reizen.

⁶ BERNSTEIN, J.: Naturwiss. Rundschau **21**, Nr 38 (1906) — Pflügers Arch. **156**, 265 (1914). — Vgl. auch E. v. DUNGERN [Schichtungstheorie des Farbensehens — Graefes Arch. **102**, 346 (1920)], H. K. SCHJELDERUP [Z. Sinnesphysiol. **51**, 19 (1920)], TROLAND [Optician **63**, 227 (1922)], H. ÖHRWALL [Upsala Läk.för. Förh. **28**, 77 (1922) — Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **43**, 165 (1923)], E. JAENSCH (psychophysische Schichtung), Z. Psychol. **106**, 129, 222 (1928).

gere Bildung betrachtet. — Für eine Zonentheorie mit trichromatischem Anfangsgliede — keineswegs so für die psychologische Dreikomponentenlehre im Sinne von KÖNIG, EXNER, IVES, SCHRÖDINGER¹ — besteht allerdings kein Widerspruch zwischen einer dreikomponentigen Zusammensetzung² des anfänglichen Erregungsvorganges und der Einfachheit des Endprozesses bzw. der Empfindung für Weiß, jedoch wird dabei die Annahme einer prinzipiellen Abhängigkeit von farbloser und farbiger Erregbarkeit aufrechterhalten. Ebenso bleibt der Widerspruch in den anderen oben bezeichneten Fundamentalpunkten fortbestehen. Hingegen erscheint die Idee einer Unterscheidung von zwei Staffeln im Sehorgan — zwar nicht im Sinne von peripherem und zentralem Apparat, wohl aber im Sinne eines wohl photochemischen Reizvermittlungsapparates und des nervösen Anteiles sehr wohl berechtigt und fruchtbar (vgl. S. 581).

Eine Zonentheorie stellt auch die Farbensinnlehre von G. E. MÜLLER³ dar — mit der Annahme einer Dreikomponentigkeit der ersten Staffel, bestehend aus drei verschiedenen sensibilisatorischen Primärprozessen, von denen P_I durch Lichter von 800—475, P_{II} durch solche unterhalb von 650, P_{III} durch den kurzwelligen Spektralteil hervorgerufen wird. Diese drei in den Zapfen verlaufenden Prozesse besitzen einerseits einen unmittelbaren Weißwert, d. h. sie wirken auf die nervöse Weiß-Schwarz-Substanz im Sinne von Weißerregung ein. Andererseits geben sie Antriebe ab auf die zweite Staffel, die zwei chromatischen Schaltsubstanzen in der Netzhaut, die Rot-Grün-Substanz und die Gelb-Blau-Substanz (früher von G. E. MÜLLER als „Farbmaterialien“ bezeichnet). Gleichzeitige Antriebe im Sinne von Rot- und von Grünerregung sowie von Gelb- und Blauerregung hemmen einander, gleichstarke heben einander auf unter Restieren der Weißwerte. Es wird angenommen, daß der Primärprozeß P_I einen Rot- und einen Gelbantrieb abgibt bzw. einen Rot- und einen Gelb-Sekundärprozeß hervorruft, daß P_{II} einen Grün- und einen Gelbantrieb abgibt und daß P_{III} einen Blau-Sekundärprozeß hervorruft. Die chromatischen Sekundärprozesse sollen nun in der dritten Staffel, der eigentlich nervösen Substanz, komplexe Erregungseffekte oder Tertiärprozesse nach dem Vierfarbenprinzip hervorrufen, nämlich der Rot-Sekundärprozeß Rot-, Gelb- und Weißerregung, der Gelb-Sekundärprozeß Gelb-, Grün- und Weißerregung, der Grün-Sekundärprozeß Grün-, Blau- und Schwarzerregung, endlich der Blau-Sekundärprozeß Blau-, Rot- und Schwarzerregung. Jeder chromatische Sekundärprozeß besitzt demnach je drei innere Reizwerte, einen gleichnamigen, einen schwächeren disparatnamigen und einen achromatischen. Kritisch sei zu diesem komplizierten Spekulationsgebäude bemerkt, daß die Annahme von Dreikomponentigkeit der ersten Staffel die Theorie mit all den Mängeln und Einwänden belastet, die einer Dreikomponententheorie auch mit Zonenhypothese überhaupt entgegenstehen. Andererseits wird zwar die Annahme über die Zusammensetzung der zweiten (wie der dritten) Staffel dem Vierfarben- bzw. Gegenfarbenprinzip gerecht sowie der Forderung von Selbständigkeit der „unmittelbaren“ Weißerregung, da ja ein bestimmtes Zu-

¹ IVES, H. E.: J. Frankl. Inst. **195**, 23 (1923). — SCHRÖDINGER, E.: Müller-Pouillet's Lehrb. d. Physik, 2. Aufl., **2**, 456 (1926).

² Die „Zusammensetzung“ einer Mischfarbe, beispielsweise Orange, ist von ganz anderer Art; sie betrifft in erster Linie das psychische Gebiet und bedeutet bewußte abgestufte Ähnlichkeit mit den zwei farbigen Elementarempfindungen Rot und Gelb, was einen Relationscharakter, nicht aber einen Bestand aus zwei Stücken beinhaltet (vgl. oben S. 304).

³ Ursprüngliche Fassung: G. E. MÜLLER: Z. Psychol. u. Physiol. **10**, 1, 231 (1896); **14**, 1, 161 (1897); **54**, 9, 102 (1922). Definitive Fassung: G. E. MÜLLER: Darstellung und Erklärung der verschiedenen Typen der Farbenblindheit nebst Erörterung der Funktion des Stäbchenapparates sowie des Farbensinnes der Bienen und der Fische. Göttingen 1924 — Z. Psychol. **97**, 305 (1925).

sammenwirken der drei Primärprozesse nicht durch physiologische Addition, sondern durch Subtraktion gegenfarbiger Reizwerte Weiß als Resteffekt ergibt. Doch bringt die weitere Hypothese der drei inneren Reizwerte jedes Sekundärprozesses erhebliche, m. E. überflüssige und nachteilige Komplikationen mit sich, ja sogar eine indirekte Abhängigkeit der farblosen Erregbarkeit von der farbigen, ohne daß das Hereinziehen der Hypothese einer spezifischen Helligkeit der Farben einen Vorzug bedeuten würde. Eine Besprechung der Anwendung der G. E. MÜLLERSchen Farbensinntheorie auf die Erklärung der verschiedenen Formen von Farbenblindheit sowie auf die Lehre vom Farbensinn der Tiere liegt außerhalb des Rahmens dieses Kapitels. Bezüglich der Spezialannahmen einer Hemmungsbeziehung zwischen Stäbchen und Zapfen nach v. LIEBERMANN und G. E. MÜLLER sei auf das Spätere verwiesen (s. S. 578).

Zusammenfassend und zurückblickend kann m. E. das Urteil über die Dreikomponentenlehre, auch in Form einer Zonentheorie mit trichromatischem Anfangsglied, nur folgendermaßen lauten: Diese Lehre, welche auf einer Scheinökonomie der Lichtermischung fußt, entspricht einer Reihe fundamentaler Tatsachen durchaus nicht; andererseits reichen die unleugbaren Vorteile einer einfachen mathematischen Charakterisierbarkeit der Mischungseffekte an Farbenton (nicht aber zugleich an Sättigung und Nuance!) durch drei Variable und einer Erklärung der beiden Typen der Rotgrünblindheit als Reduktionsformen nicht aus, um ihre Beibehaltung auch nur als Arbeitshypothese berechtigt und fruchtbar erscheinen zu lassen. Dagegen spricht ganz besonders die Selbständigkeit der farblosen Erregbarkeit gegenüber der farbigen sowie die Vorzugsstellung, welche — an Invariabilität bei Intensitätsänderung oder „Ermüdung“ sowie an Sättigungsdifferenz — dem Urgelb genau ebenso zukommt wie dem Urgrün oder Urblau. Dem besonderen Charakter des Weiß wie des Gelb wird eben die Dreikomponentenlehre durchaus nicht gerecht! Eine Verschiedenheit von Aufnahme- und Endapparat im Kategorienprinzip — hier Dreizahl der Komponenten mit voller Abhängigkeit der synthetischen Effekte (Gelb, evtl. auch Blau, Weiß), dort Selbständigkeit des Gelb und Weiß und Vierzahl der Farben — dürfte nur unter einem klaren Zwange der Tatsachen angenommen werden: ein solcher erscheint jedoch m. E. durchaus nicht gegeben.

2. Vierfarbentheorien.

Verzichtet man auf die trichomatische Scheinökonomie einer Ableitung aller Farbtöne unter weitgehender Bindung an Sättigung und Nuance wie des Weißprozesses überhaupt, so gelangt man der Empfindungsanalyse entsprechend zur Aufstellung von vier farbigen Erregungsweisen oder Komponenten, welche man naturgemäß den vier Urfarben entsprechend wählen wird, sowie zur Aufstellung eines selbständigen Weißprozesses, dem man noch einen eigenen Schwarzprozeß gegenüberstellen wird. Einen solchen Einteilungsgrundsatz haben, ohne zum Ausbau einer Theorie zu gelangen, bereits LIONARDO DA VINCI mit seiner Erfassung von Weiß, Rot, Gelb, Grün, Blau als den sechs „einfachen Farben“, AUBERT¹ mit der Aufstellung derselben sechs „Prinzipalfarben“ — unter spezieller Bewertung des Eigengraus als eines exogen veränderbaren Dauerphänomens —, ebenso MACH vertreten. Den entscheidenden Fortschritt zu einer eigentlichen Vierfarbentheorie hat aber erst E. HERING gebracht durch die Aufstellung seiner *Theorie der Gegenfarben*. Als ihr wesentlicher Inhalt sei — abgesehen vom Verzicht auf eine „synthetische“ Erklärung des vierten Farbentons, speziell des Gelb (evtl. auch des

¹ AUBERT, H.: S. 180 (1865); S. 517 (1876). — MACH, E.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. II 52, 303, spez. 321 (1865).

Blau) und des Weiß, sowie abgesehen von der Verselbständigung des Weißprozesses neben einem eigenen Schwarzprozeß — vor allem bezeichnet: die Erfassung der Gegensätzlichkeit im terminalen Vorkommen und zugleich der Zusammengehörigkeit von je zwei der vier Grundfarben, also die Aufstellung von zwei Paaren von Gegenfarben — Rot-Grün, Gelb-Blau — und die Analogisierung des gegenseitigen Verhältnisses der farbigen Paarglieder (im Simultanwie im Sukzessivkontrast) mit dem gegenseitigen Verhalten der farblosen Paarglieder Weiß-Schwarz. Der scheinbare Widerspruch zwischen dem *gleichzeitigen* Vorkommen der beiden farblosen Glieder im Grau und dem *alternativen* Vorkommen der beiden Glieder je eines farbigen Paares hat später durch TSCHERMAK die Aufklärung gefunden, daß Weiß und Schwarz ohne Farbigkeit dauernd gleichzeitig im terminalen Eigengrau *gegeben* sind, daß aber durch äußere Reize nur entweder Weiß oder Schwarz *verstärkt* (erstes nur direkt, letzteres nur indirekt), nur entweder Rot oder Grün, entweder Gelb oder Blau *hinzugefügt* werden kann (und zwar sowohl direkt wie indirekt — vgl. S. 488). — Dementsprechend gelangt HERING zu einer klaren Formulierung der doppelten Reizwirkung farbiger Lichter auf das Auge, zur Aufstellung einer Mehrzahl selbständiger Reizwerte oder Valenzen für farbige Lichter, nämlich einer selbständigen Weißvalenz und einer farbigen Valenz, in welcher letzterer zwei disparatfarbige Teilvalenzen, nicht aber zwei gegenfarbige Teilvalenzen in freier Wirksamkeit vereint sein können. Dabei werden den Lichtern absolute wie relative Valenzen oder Reizwerte nicht als solche, sondern nur in bezug auf ein gegebenes Sehorgan von bestimmtem Typus, bestimmter Individualität, bestimmter Zustandslage zugeschrieben. Daraufhin faßt HERING die physikalische Addition oder Mischung farbiger Lichter auf als eine physiologische Addition ihrer Weißvalenzen sowie ihrer disparatfarbigen Valenzen, hingegen als eine physiologische Subtraktion ihrer gegenfarbigen Valenzen — während Mischung von Pigmenten bereits eine physikalische Subtraktion bedeutet. (Daß bereits in der Dreikomponentenlehre eine analoge Annahme der Valenzenverteilung enthalten ist — allerdings unter voller Abhängigkeit der ternär gedachten Weißvalenzen —, wurde bereits oben (S. 557) hervorgehoben.) HERINGS neuartiger Grundgedanke ist die Annahme von drei Paaren selbständiger elementarer Erregungsarten im nervösen Apparat ohne Beschränkung auf die zentrale psychophysische Sphäre oder gar auf die Peripherie, jedoch unter Offenlassen aller Möglichkeiten bezüglich der Vorgänge in dem wahrscheinlich photochemischen Reizvermittlungsapparate¹. Er gebrauchte dafür — in Analogie zu dem seit JOH. MÜLLER üblichen Ausdrucke „lebende Substanz“ — die Bezeichnungen Schwarz-Weiß-Substanz, Rot-Grün-Substanz, Blau-Gelb-Substanz; damit sollen *selbständige* Erregungsweisen, Anteile oder Apparate des nervösen Anteiles des Sehorgans bezeichnet werden, nicht etwa Substanzen im Sinne des Chemikers. Demgemäß spricht HERING von Stoffwechselvorgängen, von Assimilierung und Dissimilierung *in der* Schwarz-Weiß-Substanz, nicht von assimilativer Bildung oder dissimilativer Zerstörung eines Schwarz-Weiß-Stoffes nach Art der hypothetischen photochemischen Sehstoffe. Es würde ein fundamentales Mißverständnis bedeuten, wollte man etwa den Sehpurpur als die Schwarz-Weiß-Substanz des Dunkelauges im Sinne HERINGS bezeichnen, während er als Sehstoff für dieses in Betracht kommt (vgl. S. 576). Angesichts unserer ausführlichen, oben gegebenen Darstellung ist es schier überflüssig näher darzulegen, in wie hohem Maße die HERINGSsche Theorie der Gegenfarben den eingangs formulierten Tatsachenforderungen gerecht wird. Speziell sei dies nur bezüglich der Tatsache hervorgehoben, daß sich die vier (im Spektrum drei) urfarbigen Lichter

¹ Vgl. A. TSCHERMAK, H.-D.-A. spez. S. 784 (1902).

klar und bestimmt als vor allen anderen mischfarbigen Lichtern ausgezeichnet erweisen, und zwar als an Farbenton invariant bei Änderung der Lichtstärke, bei Änderung der Netzhautregion (im extramacularen Gebiet) sowie bei länger-dauernder Einwirkung, und nicht etwa nur traditionell betont oder gar willkürlich herausgegriffen sind, und daß den drei Kardinalpunkten im Spektrum Sättigungsdifferenzmaxima entsprechen, der Linienzug der Spektralfarben demnach drei Ecken bzw. Krümmungsmaxima zwischen geradlinigen Strecken, somit den Charakter eines im Spektrum selbst nicht, sondern erst durch gemischtes Urrot geschlossenen Vierecks, nicht eines Dreiecks aufweist. Dieses Verhalten, verbunden mit der Tatsache der kompensativen Beziehung zwischen je zwei der ausgezeichneten vier Lichter, weist mit aller Deutlichkeit hin auf das Bestehen von vier paarweise gekoppelten Reagenten im Sehorgan. — Analoges gilt von der Tatsache der Unabhängigkeit von farbiger und farbloser Erregbarkeit bzw. Ermüdbarkeit. Von besonderem Gewicht zugunsten der Theorie der Gegenfarben ist ferner die Tatsache der gemeinsamen Abnahme der Erregbarkeit für Rot und für Grün einerseits, für Gelb und für Blau andererseits im indirekten Sehen, so daß unter geeigneten Bedingungen (Gleichwertigkeit an Sättigung und Peripheriewert, d. h. an farbiger Valenz und Weißvalenz) die „Grenzen“ für die deutlich bloß *relative* Farbenblindheit für die beiden Glieder eines Paares zusammenfallen¹. Daß gerade dieses Verhalten ebenso wie die Abhängigkeit des Farbloserscheins von der Feldgröße entschieden *gegen* eine Dreikomponentenvorstellung und *für* eine Vierfarbentheorie spricht, wurde bereits oben mit Nachdruck erwähnt (S. 558). Ebenso bedeutet die heute nicht mehr bestreitbare Tatsache, daß in der Empfindungswelt der Farbenblinden gleichzeitig Rot und Grün, Gelb und Blau oder gar beide Farbenpaare fehlen — daß Farbenblinde also nur entweder Gelb und Blau oder Rot und Grün oder bloße Farblosigkeit empfinden —, eine glänzende Bestätigung der Theorie. Allerdings sei es gleich im Anschlusse hieran offen als eine Unvollständigkeit der Theorie zugegeben, daß sie an sich keine Erklärung gibt für das Bestehen der zwei Typen, der sog. Protanopen und Deutanopen unter den Rotgrünblinden — auch keine Erklärung für das anscheinende Bestehen von zwei Typen, sog. Gelblicht- und sog. Blaulichtsichtigen, unter den Farbentüchtigten, mag letztere Typenscheidung der ersteren analog sein oder nicht (vgl. oben Satz 13). Doch gibt m. E. dieser Mangel durchaus keine Berechtigung, all die schwerwiegenden Einwände gegen die Dreikomponententheorie gering zu achten und sich zur Erklärung der Protanopie und Deutanopie als Reduktionsformen in deren Sinn verlocken zu lassen, zumal dasselbe Erklärungsprinzip für die relative Farbenblindheit im indirekten Sehen hinwiederum versagt.

Andererseits vertrat die HERINGSche Theorie in ihrer ursprünglichen Fassung eine Konstanz der relativen Reizwerte oder Valenzen der Lichter für ein gegebenes Auge, d. h. ihre Unabhängigkeit nicht bloß von der Lichtstärke, sondern auch vom Zustande des Auges, auf den sie allerdings bezüglich der Variabilität der absoluten Valenzwerte sowie bezüglich der Lage der Kardinalpunkte zum erstenmal entscheidendes Gewicht legte². Bezüglich der farbigen Valenzen erfordert schon der bei farbiger Verstimmung geltende Intensitätssatz eine gewisse Modifikation. Bezüglich der Weißvalenzen erscheint die obige These durchaus unhaltbar, da eine Abhängigkeit nicht bloß der Helligkeitsgleichungen, sondern auch der vollkommenen farblosen Gleichungen zwar nicht von der Lichtstärke an sich,

¹ HERING, E.: Graefes Arch. **35** (4), 63 (1889) — Pflügers Arch. **47**, 417 (1889). — Bezüglich des Tatbestandes s. oben S. 351 ff.

² Vgl. speziell E. HERING: Lotos **7**, 1, spez. 34, 89 (1887).

wohl aber vom Zustande des Auges und (für den Hellzustand) auch von der Netzhautregion, und damit eine „adaptative“ sowie eine „regionale“ Variation auch der relativen Weißvalenzen nachgewiesen werden konnte. Es sind also zwei Wertreihen von Weißvalenzen, eine für das optimal helladaptierte Auge bzw. für das Tagessehen und eine solche für das optimal dunkeladaptierte Auge bzw. für das Dämmerungssehen, zu statuieren, dabei allerdings mit Nachdruck die Unabhängigkeit von der Lichtstärke an sich zu betonen (vgl. S. 384, 443).

Bezüglich der als Helligkeit bezeichneten Komplexfunktion macht die HERINGSche Theorie an sich keine Aussage. Um jedoch die hochgradige Änderung der relativen Helligkeit verschiedenfarbiger Lichter bei Wechsel von Hell- und Dunkeladaptation bzw. bei farbigem Tagessehen und farblosem Dämmerungssehen zu erklären, wurde die bereits oben (S. 377) behandelte *Theorie einer spezifischen Helligkeit der Farben* (HERING, HILLEBRAND) aufgestellt, d. h. die Annahme einer gegenüber der konstant angenommenen relativen Weißvalenz des betreffenden farbigen Lichtes *erhellenden* Wirkung von Rot und Gelb und einer *verdunkelnden* Wirkung von Grün und Blau. Durch den Nachweis der adaptativen Variation der relativen Weißvalenzen bei Zustandswechsel bzw. als Grundlage des PURKINJESchen Phänomens (vgl. oben S. 378 ff.) erscheint allerdings eine solche Hilfsklärung zunächst überflüssig. Auch die mäßige, jedoch sehr charakteristische Helligkeitsänderung, welche farbige Lichter (bei Tagessehen) im indirekten Sehen erfahren und die in der Richtung gelegen ist, als ob die Peripherie dunkeladaptiert wäre, ist — wenigstens in erster Linie — auf die erwiesene, wenn auch mäßige regionale Verschiedenheit der Weißvalenzen im Hellauge zurückzuführen; erst in zweiter Linie kann ein Einfluß des Zurücktretens der Farbe mitspielen (vgl. oben S. 381). Hingegen kommt für eine Veränderung der relativen Helligkeiten beim Wechsel von farblosem und von farbigem Sehen mit dunkeladaptiertem Auge (entsprechend verschiedener Lichtstärke, jedoch bei angenähertem Konstantbleiben des Zustandes) sehr wohl ein spezifischer Einfluß der Farbe auf die Gesamthelligkeit in Betracht (vgl. oben S. 385).

Andererseits darf auch die *allgemein-physiologische Einkleidung und Analogisierung*, welche HERING seiner *Theorie der Gegenfarben* gegeben hat¹, nicht als deren wesentlicher Inhalt betrachtet und dargestellt werden, wie ja auch die im vorstehenden gegebene Charakteristik zunächst völlig von dieser Parallele abgesehen hat. HERING statuierte drei selbständige Grundformen von Erregbarkeit, die weiß-schwarze, rot-grüne, gelb-blaue und nahm — ohne damit irgendein morphologisches oder chemisches Vorurteil zu fällen — als deren Träger drei selbständige Einrichtungen oder „Substanzen“ an. Die empfindungsmäßig sich äußernden, gegensinnigen Prozesse in diesen drei „Substanzen“ setzte er nun parallel den beiden Grundrichtungen des Lebensprozesses überhaupt, der Assimilierung und der Dissimilierung, und schrieb der der Empfindung Schwarz zugrunde liegenden Veränderung der „Schwarz-Weiß-Substanz“, ebenso dem Grün- und dem Blauprozeß mutmaßend assimilatorischen Charakter zu, während er den gegensinnigen Weiß-, Rot-, Gelbvorgang als dissimilatorisch betrachtete².

¹ Vgl. seine letzte bezügliche Darstellung G.-Z. S. 100ff.

² Im Gegensatz dazu nehmen DONDERS, LADD-FRANKLIN, SCHENCK durchwegs Spaltungsprozesse als Grundlage aller Qualitäten des Farbensinnes an, während J. BERNSTEIN neben Erregungsvorgängen auch Hemmungsprozesse heranzieht. W. M. VENABLE [Amer. J. physiol. Opt. 5, 22, 170 (1924)] nimmt die gleichen vier Valenzkurven wie HERING an, setzt jedoch Gelb und Grün als positiv, Rot und Blau als negativ, während andererseits E. Q. ADAMS [Abstr. Bull. of Nela Res. Labor. 1, 692 (1925) — Die Leuchttechnik. S. 113 (1926)] Rot und Violett als katabolische Farben betrachtet.

Diese Analogie¹ erwies sich insbesondere fruchtbar für die Erfassung des Zusammenhanges zwischen Minderung der Erregbarkeit für die eine Farbe und Steigerung der Erregbarkeit für die Gegenfarbe bei farbiger Verstimmung oder Ermüdung sowie für die Darstellung der Koppelung, wie sie besteht zwischen Farbe und Gegenfarbe beim simultanen und sukzessiven Kontrast; allerdings betrifft eine solche „Erklärung“ im letzteren Falle wesentlich die negative Phase, wie sie nach längerer Einwirkungsdauer des Vorbildes in den Vordergrund tritt. So anschaulich und fruchtbar eine solche Analogisierung erscheint — man denke speziell an die Vorstellung, daß die durch den Lichtreiz gesetzte Alteration selbst zu einem Hemmnis ihres weiteren Fortschreitens wird, also eine Selbststeuerung des Stoffwechsels der Sehsubstanz erfolgt² —, so möchte ich sie doch nicht überschätzt, noch weniger mißverstanden wissen, da damit höchstens etwas über die Vorgänge im nervösen Anteile des Sehorgans, keinesfalls etwas über die wahrscheinlich photochemischen Prozesse im reizvermittelnden Apparate der Netzhaut ausgesagt wird. Die nicht gerade glückliche Bezeichnung „Substanz“ hat — abgesehen von der häufig recht oberflächlichen Kenntnis von HERINGS Darstellung — nur allzuoft zu fatalen Mißverständnissen geführt, beispielsweise zur Gleichsetzung des Sehpurpurs mit der „Schwarz-Weiß-Substanz nach HERING“ u. dgl. m. Es erscheint mir sowohl historisch wie sachlich berechtigt, ja geboten, den wesentlichen Inhalt der Theorie der Gegenfarben von der allgemein-physiologischen Einkleidung zu trennen, wie dies oben geschehen, und bezüglich der letzteren bei aller Wertung ihres hohen Darstellungs- und Anregungswertes kritische Zurückhaltung zu üben.

Historisch sei noch hinzugefügt, daß die Vierfarbenlehre im Sinne der Theorie der Gegenfarben an sich auch seitens DONDERS³ (allerdings unter gleichzeitiger Heranziehung des Dreikomponentenprinzips für den Aufnahmeapparat), in neuerer Zeit besonders seitens W. OSTWALD⁴ Vertretung gefunden hat, welch letzterer auf dieses Fundament sein System der messenden Charakterisierung und Normierung der Farben gründete. Auch die theoretischen Aufstellungen von CH. LADD-FRANKLIN⁵ gehen von den Grundvorstellungen der Vierfarbenlehre aus. Dabei macht die Autorin die Voraussetzung, daß „reines“ Rot und „reines“ Grün in der Übergangsmischung nicht Farblosigkeit, sondern Gelbempfindung ergäben — was (Neutralstimmung vorausgesetzt) unzutreffend ist. In den Zapfen werden Molekeln angenommen, deren vollständiger Zerfall farblose, deren partieller farbige Empfindungen hervorrufen soll, wobei Gelb und Blau einer Differenzierung des Weißprozesses, Rot und Grün einer solchen des Gelbprozesses bzw. einer Spaltung der Gelbsubstanz entsprechen — was jedoch einen Zusammenhang von farbloser und farbiger Ermüdung erwarten ließe. In den Stäbchen soll ein

¹ Vgl. deren spezielle Formulierung bei W. PAULI: Der kolloide Zustand und die Vorgänge in der lebenden Substanz. Dresden 1902 — E. BRUNNER: Pflügers Arch. **121**, 370 (1908). Andererseits sei auf die speziell von A. FICK (Sitzgsber. physik.-med. Ges. Würzburg 1900) und von J. v. KRIES (Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 224ff. [1905]) geäußerten Bedenken verwiesen, welche besonders die Verknüpfung assimilatorischer Vorgänge mit Empfindungen betreffen.

² HERING, E.: G.-Z. S. 103ff.

³ DONDERS, F. C. (unter Annahme teils symmetrischer, teils asymmetrischer Spaltung komplexer Molekeln, also Annahme eines Zusammenhanges der drei nach HERING selbständigen „Substanzen“): Graefes Arch. **27** (1), 155 (1881) — vgl. dazu die Kritik von E. HERING: Lotos **2**, 1 (1882).

⁴ Vgl. die Zitate oben S. 307. — Siehe auch die Weiterführung durch V. H. LEMMON (mit der Annahme einer Vereinigung gleichzeitig freigewordener rot- und grünerregender Substanz zu Gelbsubstanz sowie einer Vereinigung von Gelb- und Blausubstanz zu Weißsubstanz: Amer. J. physiol. Opt. **6**, 449 (1925)).

⁵ LADD-FRANKLIN, CHR.: Zitiert auf S. 553.

vollständiger Molekelzerfall stattfinden, jedoch nicht bloß beim Dämmerungssehen unter Intervention des Sehpurpurs, sondern auch beim Tagessehen (vgl. auch die zum Teil analogen Vorstellungen von SCHENCK, unten S. 579 Anm. 4).

An Stelle der Weiß-Schwarz-Substanz, Rot-Grün-Substanz und Gelb-Blau-Substanz werden von EBBECKE¹ sechs Neuronenarten angenommen, welche paarweise in reziproker Wechselbeziehung stehen, wobei allerdings die Schwarzneuronen nur indirekt erregt werden können.

Der Vollständigkeit halber sei noch die polychromatische Stufen- oder Periodizitätstheorie von WUNDT² erwähnt, welche zwar mit Recht eine achromatische Erregung unterscheidet bzw. jedem Spektrallichte beiderlei Reizeffekte zuschreibt, jedoch die unbestreitbare Berechtigung zur Heraushebung bestimmter Grundfarben überhaupt negiert und alle möglichen Arten des chromatischen Prozesses als gleichwertig betrachtet. Dabei wird — im Widerspruche mit den Tatsachen — ein strenger Zusammenhang von Wellenlänge und Farbe angenommen (sowie relativer farbloser Reizwirkung), und zwar die Farbe als mit der Wellenlänge stufenweise angenähert periodisch sich ändernd betrachtet.

3. Duplizitätstheorie.

Die morphologische Duplizität des retinalen Neuroepithels, seine Zusammensetzung aus Stäbchen und Zapfen, sodann die Abstufung des Mosaikcharakters bei Tag- und bei Nachttieren, endlich die funktionelle Überlegenheit, welche die stäbchenhaltige Netzhautregion gegenüber dem stäbchenfreien Zentralbezirk beim Dämmerungssehen des Menschen zeigt, haben dazu geführt, eine charakteristische Funktionsverschiedenheit der Stäbchen und Zapfen anzunehmen³, und zwar in dem Sinne von Totalfarbenblindheit der Stäbchen⁴ und von Farbensichtigkeit der Zapfen. Dabei werden die Stäbchen entweder ausschließlich oder doch vorwiegend als die Vermittler des Sehens bei schwacher Dauerbeleuchtung bzw. bei Dämmerung, die Zapfen ausschließlich oder doch vorwiegend als die Organe des Tagessehens betrachtet. Diese heute (nach v. KRIES) als Duplizitätstheorie oder Lehre von der Doppelfunktion des Auges bezeichnete Auffassung wurde morphologisch von M. SCHULTZE⁵ begründet, funktionell von

¹ EBBECKE, U.: Pflügers Arch. **186**, 200 (1921).

² WUNDT, W.: Grundzüge der physiol. Psychologie, 1. Aufl., **1**, 455 (1880); 4. Aufl., **1**, 404 (1893).

³ Die ältere, bereits von H. MÜLLER und KÖLLICKER bekämpfte Auffassung (vgl. H. HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 1. Aufl., S. 29), daß die Stäbchen überhaupt nicht lichtempfindlich seien, hat F. W. EDRIIDGE-GREEN wieder aufgenommen [Lancet **177**, 986 (1909) — Proc. roy. Soc. Lond. (B) **82**, 458 (1910); **84**, 116 (1911); **204**, 256 (1923) — Ophthalm. Rev. **1914**, 269 — J. of Physiol. **42**, 428 (1911) — Colour blindness and colour perception. 2. ed. London 1909 — (mit PORTER): Physiology of vision. 2. ed. London 1920 — Brit. J. Ophthalm. **4**, 409 (1920) — Med. J. a. Rec. **124**, 257 (1926)]. Er nimmt an, daß der von den Stäbchen produzierte Sehpurpur durch seine photochemische Zersetzung erst die Zapfen reize, die zwei gesonderte Arten von Erregung liefern, deren eine in dem einen Rindenzentrum farblose, deren andere in einem anderen Zentrum farbige Empfindungen hervorrufe; von letzteren werden beim Normalen sieben Stufen unterschieden. Es würde zu weit führen, all die Tatsachen anzuführen, welche m. E. zur Ablehnung dieser Theorie führen müssen. Vgl. die eingehende Kritik seitens J. H. PARSONS: Brit. J. Ophthalm. **4** (1920) — Colour vision. 2. ed., p. 304ff. Cambridge 1924.

⁴ V. O. SIVÉN [Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **17**, 306 (1905) — Arch. Augenheilk. **71**, 157 (1912)] betrachtet die Stäbchen nicht als total farbenblind, sondern als elektiv farbenempfindlich nur für kurzwelliges Licht. — Vgl. auch die Deduktionen von N. KLEITMANN und K. PIÉRON über Differenzen der Stäbchen und Zapfen in der Vermittlung der Lichtempfindung [C. r. Soc. Biol. **91**, 453, 456, 524; **92**, 26 (1924)].

⁵ SCHULTZE, M.: Arch. mikrosk. Anat. **2**, 175, spez. 247ff. (1866); **3**, 215, spez. 237, 371 (1867).

W. KÜHNE¹ (bereits unter Einbeziehung des Sehpurpurs), HAAB², CHARPENTIER³, PARINAUD⁴, welcher die „Lehre von der Doppelnetzhaut“, d. h. der Zapfennetzhaut und der als allein adaptionsfähig betrachteten Stäbchennetzhaut aufstellte, ferner von KÖNIG, LUMMER und besonders seitens v. KRIES⁵ (in Verein mit W. A. NAGEL) motiviert und ausgebaut⁶. Entscheidendes Gewicht kann nur den physiologischen Argumenten, speziell bezüglich der verschiedenen spektralen Empfindlichkeitsverteilung beim Dämmerungs- und beim Tagessehen, nicht den histologischen Daten zuerkannt werden, zumal da die vergleichend-anatomischen Befunde nicht ganz eindeutig sind — beispielsweise nach der Netzhautperipherie hin nicht eine Zunahme der Stäbchen in gleichem Ausmaße erfolgt wie die Abnahme der Farbenempfindlichkeit und der Sehschärfe —, vielmehr beim Menschen das Verhältnis von Zapfen und Stäbchen (zwei bis drei Stäbchen zwischen zwei Zapfen) von 8° Exzentrizität an unverändert bleibt, ferner auch bei ausgesprochenen Nachttieren die Zapfen meist nicht vollständig fehlen⁷, ja anscheinend Nachttiere mit mehr oder weniger stäbchenfreier Netzhaut vorkommen, andererseits im Hellen lebende Säuger sowie Vögel anscheinend nie aller Stäbchen entbehren⁸. Immerhin erscheint bei ausgesprochenen Dämmerungs- und Nachttieren (z. B. Eulen, Tiefwasserbewohner — eigentliche Tiefseefische sogar zapfenlos [BRAUER]) der Stäbchenapparat, verglichen mit dem Zapfenapparat, an Zahl, noch mehr an Länge (und Purpurgehalt) der Außenglieder weit stärker ausgebildet als bei ausgesprochenen Tagtieren (z. B. Tagraubvögel, Oberwasserfische).

Das Grundprinzip der Duplizitätstheorie ist jedoch nicht an eine anatomisch bestimmte Form geknüpft, sondern läßt sich rein funktionell fassen als Theorie vom Bestehen zweier selbständiger Einrichtungen oder Substrate für das Däm-

¹ KÜHNE, W.: *Unters. physiol. Inst. Heidelberg* **1**, 15, spez. 92ff., u. 119, spez. 137 (auch S. 139, 248, 370 betr. Sehpurpur) (1877); **3**, 327, spez. 355 (1880) — *Hermanns Handb. d. Physiol.* **3** (1), 235 u. spez. 332 (1879).

² HAAB, O.: *Habilitationsschr. Zürich* 1879 — *Korresp.bl. Schweiz. Ärzte* **9** (1879).

³ CHARPENTIER, J.: *C. r. Acad. Sci.* **101**, 275 (1885) — *La lumière et les couleurs*. Paris 1888 — *Arch. d'Ophtalm.* **16**, 337 (1896).

⁴ PARINAUD, H. (unter Ableitung einer Verschiedenartigkeit beider Apparate bezüglich der Helligkeitsverhältnisse der Lichter): *Arch. gén. de Méd.* April 1881 — *C. r. Acad. Sci.* **93**, 286 (1881); **99**, 937 (1884); **101**, 937, 1078 (1885) — *Ann. d'Ocul.* **85**, 113 (1881); **112**, 228 (1894) — *Arch. d'Ophtalm.* **16**, 87 (1896) — *La vision*. Paris 1898.

⁵ KRIES, J. v.: *Ber. naturforsch. Ges. Freiburg* **9** (1894) — *Z. Psychol. u. Physiol.* **9**, 81 (1895); **12**, 81 (1896); **13**, 242 (1897); **19**, 175 (1898); **23**, 81, 161 (1900) — *Z. Sinnesphysiol.* **49**, 297 (1916) — *Graefes Arch.* **42**, 95 (1896) — *Nagels Handb. d. Physiol.* **3**, 185ff. (1905) — *Klin. Mbl. Augenheilk.* **70**, 577 (1923). — Vgl. auch O. LUMMER: *Elektrotechn. Z.* 1902 — *Physik. Z.* **14**, 97 (1913) — E. SCHRÖDINGER: *Naturwiss.* **12**, 925 (1924) — N. KLEITMANN u. H. PIÉRON: *C. r. Soc. Biol.* **91**, 453, 456 (1924). E. JAENSCH (mit W. STALLMANN), *Z. Psychol.* **106**, 129 u. 222. 1928. — Siehe auch H. KRARUP: *Physisch-ophthalm. Grenzprobleme*. Leipzig 1906.

⁶ Bezüglich der Details der historischen Entwicklung vgl. speziell A. TSCHERMAK: *H.-D.-A. S.* 781ff. (1902).

⁷ Die von M. SCHULTZE herrührende Angabe des Zapfenmangels bei Dämmerungstieren — speziell Fledermaus, Igel, Maulwurf, Maus — wurde für die Fledermäuse bestätigt (KOLMER 1924), für Igel, Maulwurf, Maus, Meerschweinchen hingegen bestritten (KRAUSE). — Vgl. dazu A. ROCHON-DUVIGNAUD: *Ann. d'Ocul.* **1917**, 1917 — K. v. FRISCH: *Z. vergl. Physiol.* **2**, 393, spez. 397 (1925).

⁸ Bezüglich des Details derselben sei auf die übersichtlichen Darstellungen von A. PÜTTER [*Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilkde.* 2. Aufl., **2** (1), Kap. X] und V. FRANZ (Oppels *Lehrb. d. mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere* **7**. Jena 1913) verwiesen. Die Netzhaut gewisser, im Hellen lebender Reptilien, speziell Eidechsen und Schlangen, auch des Chamäleons — im Gegensatze zu dem im Dunkeln lebenden, zapfenfreien Gecko (S. R. DETWILER 1923), aber auch jene von nächtlich lebenden Schildkröten (C. HESS 1910, von V. FRANZ, F. W. EDWARDS-GREEN bestritten) — wird als stäbchenfrei bezeichnet (zuerst M. SCHULTZE).

merungs- und das Tagessehen, welche nicht notwendig morphologisch gesondert sein müssen¹, im Extremfalle sogar nur zwei weißerregungsvermittelnden Rezeptionsstoffen im reizvermittelnden Apparate, einem Tages-Weißsehstoff und einem Dämmerungs-Weißsehstoff (TSCHERMAK), zu entsprechen brauchen². Als fundamentale Stützen kann die Theorie von der Doppelfunktion des Auges mit Recht anführen (v. KRIES): 1. die Dämmerungsungleichheit tagesgleicher Lichter, speziell die Abhängigkeit farbloser Gleichungen vom Adaptationszustande (hetero-, iso-, achromatisches PURKINJESCHES Phänomen); 2. die Diskrepanz der farblosen Peripheriewerte im Hellauge und der Dämmerungswerte, auch an einer und derselben Netzhautstelle; 3. die Übereinstimmung der Kurve der Dämmerungswerte mit der Wirkung auf den Sehpurpur. (Hingegen bedarf die These einer funktionellen Sonderstellung des Zentralbezirkes gesonderter Erörterung.) — Dementsprechend berücksichtigt die Duplizitätstheorie in ihrer neueren Fassung die Veränderungen, welche die Netzhaut unter dem Einfluß des Sehens erfährt: es ist dies — abgesehen von der positiv-phototropen Formänderung der Zapfen, der negativ-phototropen der Stäbchen und vom Lagewechsel, welchen die Fuscinkörner im retinalen Pigmentepithel unter Einwirkung des Lichtes erfahren (bei Menschen bisher allerdings unerwiesen!) — speziell die Anhäufung des lichtempfindlichen Sehrots (BOLL) oder Sehpurpurs (KÜHNE) bei Lichtabschluß, seine mehr oder weniger weitgehende Ausbleichung bei Hellaufenthalt (theoretisch speziell verwertet von EBBINGHAUS, KÖNIG, v. KRIES, NAGEL, HECHT). Bisher ist dieser anscheinend vom Pigmentepithel ständig³ neugebildete Stoff nur in den Außengliedern der Stäbchen festgestellt, während er in den Zapfen entweder fehlt⁴ oder bloß in einer seine Nachweisbarkeit aufhebenden Verdünnung vorhanden ist. Da beim Menschen die Zentralpartie der Netzhaut in einem nicht genau, wohl aber beiläufig mit der Fovea zusammenfallenden Bezirke von 0,2 bis 0,5 mm Durchmesser bzw. 1—2⁰ — entsprechend einer Anzahl von etwa 13000 Zapfen⁵ (BECKER) — der Stäbchen völlig entbehrt und ausschließlich Zapfen von etwas anderer Form, speziell größerer Feinheit aufweist als die übrige Netzhaut, so muß eine Theorie morphologischer Duplizität bei funktioneller Gleichsetzung von intrafovealen und extrafovealen Zapfen eine *reinliche* funktionelle Sonderstellung des Zentralbezirkes fordern (vertreten von PARINAUD, v. KRIES, NAGEL, KOHLRAUSCH). Dasselbe gilt von einer Theorie stofflicher Duplizität bei Voraussetzung völliger Sehpurpurfreiheit der Foveazapfen. Hingegen würde die Annahme einer funktionellen Besonderheit der Foveazapfen und einer gewissen „Verwandtschaft“ derselben mit Stäbchen bzw. die Annahme einer gewissen beschränkten Beteiligung auch der Foveazapfen an der Purpurspeicherung einen bloß *graduellen* Funktionsunterschied zwischen dem Zentralbezirk und der übrigen Netzhaut verlangen. In diesem Falle bestünde eine *Duplizität*

¹ So bereits von J. v. KRIES [Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 185, 267 (1905)] formuliert. Derselbe betont nachdrücklich [Klin. Mbl. Augenheilk. **70**, 577, spez. 583 (1923)], daß die Hauptsache der Duplizitätstheorie in der Annahme zweier unabhängiger Funktionsweisen erblickt werden muß, und daß die Verteilung der beiden Funktionen auf die beiden Formen des Sehepithels allerdings der einfachste und nächstliegende Gedanke ist, andere Möglichkeiten aber doch in Betracht zu ziehen sind.

² Bezüglich der Unterscheidung eines Tages- und eines Dämmerungs-Weißsehstoffes vgl. bereits A. TSCHERMAK: Pflügers Arch. **70**, 324 ff. (1902).

³ Vgl. dazu K. RENQVIST: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **40**, 226 (1920).

⁴ Vgl. auch die jüngsten Angaben von M. FRANÇOIS u. H. PIÉRON: C. r. Soc. Biol. **91**, 1073 (1924).

⁵ Bezüglich der bisherigen histologischen Messungsergebnisse sowie bezüglich der Angaben über die Ausdehnung des zentralen Bezirkes mit funktioneller Sonderstellung sei auf die Tabelle auf S. 432 verwiesen.

im weiteren Sinne¹, d. h. in Form eines farbentüchtigen Apparates für das Tagessehen und eines farblossehenden Apparates für das Dämmerungssehen, an welchem oberhalb einer gewissen Lichtstärke, also bei nichttiefer Dämmerung, neben den hochgradig adaptionsfähigen Stäbchen² in geringem Ausmaße auch die weniger adaptatiblen Zapfen des Zentralbezirkes mitbeteiligt wären, während bei einer Beleuchtungsintensität unterhalb der fovealen Schwelle (etwa unterhalb $\frac{1}{30}$ Lux) ausschließlich die extrafoveale Netzhautregion, und zwar ihre Stäbchen funktionieren. Nur unter letzterer Bedingung, d. h. solange im dunkeladaptierten Auge ein relatives Zentralskotom nachweisbar ist, besteht eine Isolierung des Stäbchenanteiles, so daß Sehen bei tiefer Dämmerung — nicht bei Dämmerung überhaupt —, beispielsweise bei Beleuchtung durch Sterne ohne Mond (LUMMER³), mit Stäbchensehen identisch zu setzen ist⁴. Die oft gehörte glatte Identifizierung von Dämmerungssehen überhaupt mit Stäbchensehen, Tagessehen mit Zapfensehen muß entschieden abgelehnt werden. Es wäre reine Willkür, von Dämmerungssehen erst zu sprechen bei einem solchen Adaptationszustand und einer solchen Stärke der Beleuchtung, daß die Fovea praktisch ausgeschaltet ist. Maßgebend für die Abgrenzung muß das Farblossehen bei hinreichend geringer Beleuchtungsstärke überhaupt sein (vgl. oben S. 324 ff.).

Zur Entscheidung der oben bezeichneten Alternative einer reinlichen oder einer nur graduellen Sonderstellung des Zentralbezirks bedarf es einer exakten vergleichenden Prüfung der Netzhautregionen bezüglich aller Erscheinungen der Dunkeladaptation. Dabei ist einerseits die Zunahme der farblosen Schwellenerregbarkeit und Leistungsgröße oder des Helligkeitseffektes, andererseits die Elektivität dieser Wirkungen in Form der Verschiedenheit des farblosen Intervalls, in Form des PURKINJESCHEN Phänomens, der adaptativen Abhängigkeit farbiger, aber auch farbloser Gleichungen und der Abänderung des Verlaufes der Nachreaktion, endlich die lokale Verschiedenheit der Reaktionsgeschwindigkeit zu untersuchen. Während v. KRIES und W. A. NAGEL zunächst in beiden Beziehungen eine strenge Sonderstellung des stäbchenfreien Netzhautzentrums vertraten, ergaben ihre weiteren Untersuchungen⁵ in Übereinstimmung mit

¹ Die Eventualität einer solchen Fassung hat bereits J. v. KRIES [Nagels Handb. d. Physiol. 3, 267 (1905) sowie Klin. Mbl. Augenheilk. 70, 577, spez. 609 (1923) — vgl. auch bereits Z. Psychol. u. Physiol. 9, 81 (1895); 19, 190 (1898); 23, 161, spez. 183 (1900); 29, 81, spez. 96 (1902)] selbst angedeutet, wenn auch zunächst abgelehnt.

² Eine Beteiligung der Stäbchen — nach Ausbleichen des Scharpurs — am Tagessehen vertritt speziell CH. LADD-FRANKLIN (vgl. oben S. 553).

³ O. LUMMER (zit. S. 553) betrachtet auch das farblose Intervall im extrafovealen Sehen — speziell in Form von Grauglut, die bei steigender Erwärmung in Rotglut übergeht — als ausschließlich durch die Stäbchen vermittelt.

⁴ Unter dem Ansetzen eines Grenzwertes der Beleuchtung von etwa 30 Lux auf Weiß für reines Tagessehen und von etwa $\frac{1}{100}$ Lux auf Weiß für reines Dämmerungssehen berechnet J. v. KRIES [Z. Sinnesphysiol. 49, 297 (1917) — vgl. L. SCHMIDT: Inaug.-Dissert. Freiburg 1914] folgende Anteile der Stäbchen und der Zapfen am farblosen Sehen:

		Anteil der Stäbchen mit Sehschärfe $\frac{1}{3}$	Anteil der Zapfen mit Sehschärfe 1
bei	25 Lux . . .	0,1801	0,8199
„	5 „ . . .	0,3793	0,6207
„	1 „ . . .	0,6014	0,3986
„	0,3 „ . . .	0,8208	0,1792
„	0,01 „ . . .	0,9170	0,0830

(I. F. GÖTHLIN [Sv. Vetensk. Akad. Hdl. 58, 1 (1917)] deduziert, daß im Dunkelauge für Lichter oberhalb $L_{660} \mu\mu$ die Energieschwelle der Zapfen unter jener der Stäbchen liege, unterhalb $L_{660} \mu\mu$ hingegen das Umgekehrte gelte. — Siehe auch H. PIÉRON: C. r. Acad. Sci. 180, 462 (1925).

⁵ Siehe speziell J. v. KRIES: Klin. Mbl. Augenheilk. 49, 243 (1911).

jenen anderer Beobachter eine gewisse Empfindlichkeitszunahme auch innerhalb der Fovea, und zwar mit zentrifugalem Anstieg; allerdings bezeichnete NAGEL¹ die intrafoveale Zunahme als charakteristisch verschieden von der extrafovealen, und zwar durch rasches Eintreten und baldiges Erreichen (binnen etwa 5—8') eines konstant bleibenden Maximums, doch konnten andere Beobachter dies nicht bestätigen, obwohl alle ein weit größeres Ausmaß bezüglich der relativ starken Empfindlichkeitssteigerung für kurzwellige Strahlungen außerhalb der Fovea erhielten — nicht so bezüglich der geringen Empfindlichkeitszunahme gegenüber langwelligen Strahlungen, welche übrigens im Netzhautzentrum noch weiter geht, wenn die erstere bereits ihr Optimum erreicht hat (BEST — vgl. oben S. 325 Anm. 3). — Bezüglich der adaptativen Elektivität haben v. KRIES und besonders W. A. NAGEL, unter Anschluß von DIETER und KOHLRAUSCH die These einer *strengen* Sonderstellung des Zentralbezirkes — trotz einer beschränkten gleichmäßigen Empfindlichkeitssteigerung — in Form von Fehlen des farblosen Intervalls, des PURKINJESCHEN Phänomens bzw. der für das Dämmerungssehen charakteristischen Veränderung der Helligkeitsverteilung im Spektrum —, ferner der adaptativen Abhängigkeit auch vollkommener Gleichungen, endlich der PURKINJESCHEN Nachbildphase bzw. ihrer Modifikation bei Dunkeladaptation in Form des sog. Ghost² festgehalten. Demgegenüber muß betont werden, daß zwar bezügliche erhebliche Verschiedenheiten zwischen einzelnen Individuen zuzugeben sind, wie schon der Versuch einer Aufstellung von zwei Adaptationstypen lehrt³, daß sich ferner sehr wohl besondere Bedingungen — speziell durch Minderung der Lichtstärke — herstellen lassen, unter denen der Anschein eines vollständigen intrafovealen Fehlens jener Erscheinungen erreicht werden kann (vgl. oben S. 379, 432). Jedoch ist andererseits an der Möglichkeit nicht zu zweifeln, die Phänomene der adaptativen Elektivität unter günstigen Umständen, wenn auch erheblich schwächer, so doch mit Sicherheit auch *innerhalb* des stäbchenfreien Bezirkes hervortreten zu lassen. Der naheliegende Einwand, daß eine Täuschung infolge Benutzung zu großer Felder sowie infolge unwillkürlicher Blickschwankungen, also infolge Mitreizung parazentraler Partien, vorliege, wird hinfällig gemacht durch den gleichartigen Ausfall der Beobachtungen unter Nachbildumrahmung der Fovea sowie durch den Nachweis einer stetigen, nicht sprunghaften regionalen Abstufung der Reaktionsgeschwindigkeit — sowohl des Anklingens wie der Phasen der Nachreaktion — vom Netzhautzentrum aus, und zwar bereits innerhalb der Fovea beginnend und bis in die extrafoveale Region hinaus fortschreitend (vgl. oben S. 432, 476). Besonders überzeugend ist die Erscheinung der fovealen Ein- bzw. Ausbuchtung, welche der Eindruck einer bewegten Lichtlinie beim Anklingen der Erregung wie beim Nachdauern und bei der Nachreaktion erkennen läßt — als Ausdruck quantitativer Erregbarkeitsdifferenzen zwischen den einzelnen Netzhautzonen, speziell zwischen fovealem und extrafovealem Gebiet (HESS). Die regionale Abstufung der Erregbarkeitssteigerung bei Dunkeladaptation, welche sich in Form eines relativen Zentralskotoms äußert, und die regionale Abstufung der Reaktionsgeschwindigkeit bezüglich Anklingens, Nachdauerns und Nachreagierens gilt übrigens nicht bloß für Farbentüchtigte, sondern auch

¹ Vgl. speziell A. W. NAGEL (mit K. L. SCHÄFER): Z. Psychol. u. Physiol. **39**, 272 (1904) — Zusätze zu HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 234 (1911).

² Demgegenüber betont L. BAYER [unter W. FRÖHLICH: Z. Biol. **85**, 299, spez. 323 (1926)] mit Recht, daß der periodische Verlauf der Nachbilder sich weder zur Stütze einer Duplizitätstheorie verwenden noch aus einer solchen ableiten läßt. Analoges gilt wie K. VOGELSANG [Erg. Physiol. **27**, 122, spez. 172, 183 (1927)] hervorhebt bezüglich des Verhaltens der E.Z. und der Lage des kritischen Stadiums bei Dunkeladaptation.

³ Vgl. oben S. 361, Anm. 3, die Zitate von A. TSCHERMAK, A. DRESSLER, F. BEST, W. DE W. ABNEY und W. WATSON.

für Totalfarbenblinde (HESS). Mit Nachdruck sei bemerkt, daß gerade diese Versuche über regionale quantitative Abstufung sowie die Beobachtungen des PURKINJESCHEN Phänomens auch innerhalb der nachbildumrahmten Fovea von keinem Nachuntersucher bestritten werden konnten; an einer gewissen Beteiligung der Foveazapfen an den besonders für die stäbchenhaltige Region charakteristischen Erscheinungen kann daraufhin m. E. nicht gezweifelt werden. Gewisse graduelle Differenzen an Empfänglichkeit sind übrigens, wie die regionale Verschiedenheit der Reizschwelle sowie der Sehschärfe im extrafovealen Gebiete beim Dämmerungssehen lehrt, bereits unter den Stäbchen selbst anzunehmen — wie umgekehrt die Abnahme des Farbensesns gegen die Netzhautperipherie wie gegen die Austrittsstelle des Sehnerven¹ nicht auf eine Zunahme der relativen Stäbchenzahl (da jenseits von 8° konstant bleibend!), sondern auf eine graduelle Verschiedenheit der Zapfen selbst bezogen werden muß. Es bleibt demnach m. E. nur die Vorstellung möglich, daß dem Dämmerungsapparat nicht bloß die Stäbchen, sondern auch — obwohl in einem gewissen beschränkten, bescheidenen Ausmaß — die Zentralzapfen zugehören. Nebenbei bemerkt, gestattet auch das Verhalten typischer Totalfarbenblinder nicht, sie einfach als Stäbchenseher (so zuerst LIESEGANG²) mit Funktionsausfall im Zentralbezirke zu betrachten; zeigen sie doch im Netzhautzentrum eine analoge regionale Abstufung der Erregbarkeit wie die Farbentüchtigen, nämlich relative Minderempfindlichkeit bzw. relatives Zentralskotom bei Dunkeladaptation — ungeachtet einer gewissen Empfindlichkeitssteigerung auch in der Fovea, ferner zentrale Zunahme der Reaktionsträgheit (HESS³).

Eine Vermittlung des Dämmerungssehens durch den Sehpurpur muß angesichts der weitgehenden Übereinstimmung der Werte der durch ihn absorbierten Energie (KÖTTGEN und ABELSDORFF) sowie seiner Bleichungswerte (TRENDELENBURG) und der Äquivalenzkurve der spektralen Helligkeitsverteilung bzw. der Weißvalenzen beim Dämmerungssehen (vgl. oben S. 333 und Abb. 129) als sehr wohl annehmbar bezeichnet werden⁴. Allerdings ist dann die zweite Hypothese nicht zu umgehen, daß auch den Zentralzapfen ein zwar beschränktes, bisher allerdings nicht erwiesenes Speicherungsvermögen für Sehpurpur und damit ein gewisser Sehpurpurgelalt im Dunkelaug zukomme⁵. Örtliche wie zeitliche Kon-

¹ Vgl. U. EBBECKE: Pflügers Arch. **185**, 173, spez. 176 (1920). S. oben S. 351 ff., 572.

² LIESEGANG, R. C.: Photogr. Arch. Nr 686, 117 (1891). — KRIES, J. v.: Nagels Handb. d. Physiol. **3** (1), 189 (1905).

³ HESS, C.: Pflügers Arch. **101**, 226 (1904); **107**, 290 (1905) — Ber. dtsch. ophthalm. Ges. Heidelberg 1904 — Erg. Physiol. **20**, 1 (1922). — Vgl. auch die Stellungnahme von G. E. MÜLLER: Z. Sinnesphysiol. **54**, 14 (1922). — Nur nebenbei sei auf die Auffassung der Hemeralopie als relativ selbständige Hypofunktion oder Erkrankung des Stäbchenapparates bei J. v. KRIES hingewiesen [Klin. Mbl. Augenheilk. **49**, 241 (1911); **70**, 577, spez. 599 (1923) — vgl. dazu die kritische Stellungnahme von C. v. HESS: Arch. Augenheilk. **63**, 50 (1908); **69**, 205 (1911); **87**, 81 (1920)]; s. u. a. auch H. PARINAUD: La vision. Paris 1898 — MESSMER (betr. Dunkeladaptation bei Hemeralopie): Z. Sinnesphysiol. **42**, 83 (1908) — H. KÖLLNER: Die Störungen des Farbensesns, spez. S. 239, 245. Berlin 1912 — C. O. ROELOFS u. W. P. C. ZEEMANN: Graefes Arch. **90**, 174 (1917).

⁴ Andererseits ist die Möglichkeit zu erwägen, daß der Sehpurpur nur den Sensibilisator für eine primäre Weißerregbarkeit darstelle (vgl. J. v. KRIES: a. a. O. 1923, spez. S. 609).

⁵ Die Möglichkeit, daß der Sehpurpur auch in den Zapfen vorkommt, jedoch in einer unter der Grenze der Wahrscheinlichkeit gelegenen Minimalkonzentration, ist mehrfach erörtert worden (HERING: G.-Z. S. 1114; TSCHERMAK u. a.). Für Affen ist von EDWARDS-GREEN und DEVEREUX MARSHALL [Trans. ophthalm. Soc. **22**, 300 (1902)] geradezu ein sinnfälliges Vorkommen von Sehpurpur auch in der Fovea angegeben worden. Über das Vorkommen purpurfreier Stäbchen in der Nähe des stäbchenfreien Bezirkes und in der Region der Ora serrata vgl. W. KÜHN: Arb. physiol. Inst. Heidelberg **1**, 109 — F. C. W. DONDER: Beih. d. Klin. Mbl. Augenheilk. **15**, 156 (1913). Daß bereits dünne Schichten von Farbstofflösungen bzw. Photochloriden außerordentliche photochemische Wirkungen entfalten können, hat speziell F. WEIGERT dargetan (Zitate S. 584 Anm. 1).

zentrationenunterschiede an Sehpurpur könnten gewisse Alterationen optischer Gleichungen bedingen (zuerst von TSCHERMAK¹ abgeleitet, dann von v. KRIES und STEGMANN² weitergeführt). Allerdings erscheint es zweifelhaft, ob die Dunkeladaptation, speziell die Empfindlichkeitssteigerung, ausschließlich auf Anhäufung von Sehpurpur beruht — zumal da derselbe nicht angegriffen wird durch gewisse Reizarten (Radium- und Röntgenstrahlen), für welche nur das Dunkelauge entsprechend der Steigerung seiner Reizbarkeit empfänglich ist. Für die Umschaltung des Auges durch Momentandunkeladaptation ist ein gewisser Sehpurpurrat als Voraussetzung anzunehmen.

Durchaus einwandfrei erscheint somit eine Duplizitätstheorie in der Form, daß im normalen Auge zweierlei Einrichtungen oder Substrate gegeben sind, von denen die eine vorwiegend, aber nicht ausschließlich extrafoveal vertreten ist, bei Dunkeladaptation, d. h. nach Lichtabschluß oder bei schwacher Dauerbeleuchtung an Reizbarkeit gewinnt und bis zu einer gewissen oberen Grenze der Lichtstärke im Vordergrund steht und ein farbloses Sehen unter Bevorzugung der Strahlungen der kurzwelligen Spektruhälfte vermittelt, während die andere, in den Zapfen vertretene Einrichtung der Vermittlung von farblosen wie farbigen Empfindungen im Hellauge dient. Die bei Dunkeladaptation hervortretenden Elektivitätserscheinungen bzw. das erweiterte PURKINJESche Phänomen an farbigen Lichtern wie an farblosen Gleichungen sind sonach auf einen verschiedenen Beteiligungsgrad des Dämmerungsapparates, d. h. im extrafovealen Gebiete der Stäbchen und des Hellapparates, d. h. der Zapfen, zu beziehen, während die Steigerung an farbloser Empfindlichkeit an sich im wesentlichen auf die Anhäufung des Sehpurpurs zurückführbar erscheint.

Der Begriff der wechselnden Zustandslage des Sehorgans nach Hell-Dunkel-Adaptation erhält nach der Duplizitätstheorie im wesentlichen die Bedeutung des wechselnden Ausmaßes der Zusammenarbeit des Hellapparates und des Dämmerungsapparates. Die oben rein phänomenologisch vorgenommene Aufstellung zweier Weißvalenzkurven mit einem Maximum von 520 bzw. 500 (bei gleichmäßiger Energieverteilung) und einem solchen von 576 bzw. 555 und ihres adaptativen Überganges erhält dabei die Fassung, daß zwei selbständige Vermittler von Weißerregung gegeben sind, und daß die Dunkel-Weiß-Kurve der Absorptions- oder Bleichungskurve des Sehpurpurs (inkorrekt = Stäbchenkurve!), die Hell-Weiß-Kurve jener eines unbekannten Sehstoffes in den helladaptierten Zapfen entspreche³. Die beiden Einrichtungen sind zunächst wenig-

¹ TSCHERMAK, A.: Pflügers Arch. **70**, 297 (1897) — H.-D.-A. S. 796 (1902).

² KRIES, J. v. (mit R. STEGMANN): Z. Psychol. u. Physiol. **25**, 225 (1901) [vgl. auch **23**, 161 (1900)]. — Vgl. auch W. A. NAGEL: Zusätze zu Helmholtz: Physiol. Optik, 3. Aufl., **2**, 327—329 (1910). S. oben S. 445, Anm. I.

³ HECHT, S. und mit ihm R. E. WILLIAMS [J. gen. Physiol. **1**, 545, 657 (1918/19); **2**, 229, 337 (1920); **3**, 1 (1920); **5**, 1 (1922); **7**, 235 (1924) — Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **6**, 112 (1920) — Naturwiss. **13**, 66, 659 (1923)] hat den Versuch gemacht, beide Weißkurven auf denselben Stoff, den Sehpurpur, zu beziehen, welcher durch Licht reversibel in zwei Zer-

setzungsprodukte zerlegt werde $\left\{ \begin{matrix} \text{hell} \\ \text{dunkel} \end{matrix} S \rightleftharpoons (P + A) \right\}$, so daß die Reizschwellenbewegung im

Dunkelauge auf eine bimolekulare Reaktion zu beziehen sei (vgl. oben S. 333, Anm. 3). Auch die von der Reizstärke invers logarithmisch abhängige Reaktionszeit sei in zwei Abschnitte zu scheiden, in das Stadium der Sensibilisierung oder Zerlegung der photochemischen Substanz (Erregungszeit oder sensibilisation-period, umgekehrt proportional der Lichtstärke) und in das mehr weniger konstante Stadium der Latenz, d. h. des unterschwelligen katalytischen Zusammenwirkens der Zersetzungsprodukte. Die Annahme, daß der Sehpurpur in den Stäbchen als Dunkel-Weiß-Sehstoff, in den Zapfen — entsprechend einer, allerdings sehr großen (von 500 bis 555 $\mu\mu$ reichenden!) KUNDTschen Verschiebung der Absorptionskurve durch den Einfluß des Milieus — als Hell-Weiß-Sehstoff fungiere [vgl. auch F. WEI-

stens selbständig zu denken, wobei jedoch sehr wohl mit der Möglichkeit zu rechnen ist, daß die Beanspruchung der einen das Mitansprechen der anderen hemmt. So wird (von P. v. LIEBERMANN und G. E. MÜLLER¹) angenommen, daß die Tätigkeit der Stäbchen, wenn einen bestimmten Schwellenwert übersteigend, reflektorisch eine auf die Funktion der Zapfen, speziell der Fovea gerichtete Hemmung ausübe (LIEBERMANNsche Hemmung), sowie umgekehrt, daß bei stärkerer Beleuchtung die Tätigkeit der Zapfen die Sehpurpurbildung hemme (*rhodogenetische Hemmung*²). Für eine gegensinnige Wechselbeziehung der Apparate des Dämmerungs- und des Tagessehens spricht vielleicht schon die Tatsache, daß sich das „erweiterte PURKINJESCHE Phänomen“ an farbigen Lichtern wie an farblosen Gleichungen vom Adaptationszustande, nicht aber von der Lichtstärke an sich abhängig erweist, indem — solange mit der Variation selbst nicht eine erhebliche Zustandsänderung im Sinne von Hell- oder Dunkeladaptation herbeigeführt wird — die Helligkeitsgleichheit auch noch für dieselben Intensitätsstufen gültig bleibt, für welche bei einer anderen Zustandslage deutliche Ungleichheit besteht. Besonders anzuführen ist hier die als „Momentandunkeladaptation“ bezeichnete Veränderung (vgl. oben S. 446). Bei einem Zustand nicht zu vorgeschrittener Helladaptation gelingt es nämlich, durch Wechsel der Gesamtbeleuchtung bzw. durch allgemeinen Lichtabschluß von wenigen Sekunden und folgende Darbietung der Prüfereize in verminderter

GERT, welcher die Bedeutung der Konzentration bzw. die Verschiebung der Bleichungskurve nach dem langwelligen Ende bei hochgradiger Verdünnung betont — [Pflügers Arch. **190**, 177 (1921)], scheitert m. E. jedoch an der wiederholt betonten Tatsache, daß die Zapfen der Fovea am Dämmerungssehen mitbeteiligt sind, und zwar mit einer analogen Empfindlichkeitskurve, wie sie als durch den Sehpurpur im Stäbchenmilieu vermittelt betrachtet wird. *Wenigstens die Zentralzapfen müssen beiderlei Weißsebstoff enthalten.* Ferner ergibt sich — am reinlichsten aus der Peripheriewertkurve, sonst aus der Kurve der Helligkeitsverteilung oder der Empfindlichkeit beim Tagessehen überhaupt — eine Absorptionskurve für den Tages-Weißsebstoff, welche von jener des Dämmerungs-Weißsebstoffes bzw. des Sehpurpurs deutlich und unverkennbar verschieden und nicht durch bloße Verschiebung auf diese zurückführbar ist. [Schon die übliche schematische Zeichnung einer „Zapfenkurve“ und einer „Stäbchenkurve“ (nach LUMMER, BENDER, F. EXNER, SCHRÖDINGER) gibt zwar beiden eine ähnliche, und zwar symmetrische Form, jedoch der ersteren einen deutlich breiteren Gipfel und für gleichen Abstand von der Gipfelordinate durchweg höhere Ordinaten.] Für einen selbständigen Zapfenempfangsstoff sind bereits M. FRANÇOIS und H. PIÉRON eingetreten [C. r. Soc. Biol. **91**, 1073 (1924)]; eine Mehrzahl von Photosensibilisatoren nehmen ferner an A. A. MEISLING [Acta ophthalm. (Köbenh.) **3**, 145 (1925)] und E. P. FORTING [Rev. de la Soc. Med. int. **6**, 205 (1925)].

¹ MÜLLER, G. E. (unter speziellem Hinweis auf die gute Adaptation und Unterschiedsempfindlichkeit der Totalfarbenblinden trotz Lichtscheu sowie unter Heranziehung des Einflusses des Adaptationszustandes auf die Empfindungszeit, und zwar im Sinne anfänglicher Verlängerung, späterer Verkürzung): Darstellung und Erklärung der verschiedenen Typen der Farbenblindheit, S. 171 ff. (1924) — (unter Heranziehung des Einflusses des Adaptationszustandes auf den Pulfricheffekt): Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1924**, 1. — Siehe ferner R. GRANIT (betr. Hemmung der Zapfenfunktion durch Stäbchen-erregung beim Bewegungsnachbild): Z. Sinnesphysiol. **58**, 95 (1927). A. LINDTOOS u. Mitarbeiter: Finska Läk.-sällsk. Hdl. **69**, 419 (1927) und T. JÄNTTI u. Mitarbeiter: Duodecim (Helsingfors) **43**, 116 (1927). Auch G. F. GÖTHLIN [Sv. Vetensk. Akad. Hdl. **58**, 1 (1917)] deduziert, daß die Energieschwelle für die Empfindung Rot erhöht wird, wenn in der Macula nicht nur Zapfen, sondern auch Stäbchen gereizt werden; die Schwellenkurve der Stäbchen liege oberhalb von 660 μ höher oder wenigstens gleichhoch wie jene der Zapfen, unterhalb von 660 μ zunehmend tiefer.

² MÜLLER, G. E.: a. a. O. 1924, spez. S. 113, 123, 141 ff. Mit Nachdruck sei betont, daß zwischen der stäbchen- und zapfenführenden parazentralen Region und dem stäbchenfreien Zentrum bereits durch den relativ weitreichenden Simultankontrast eine gegensätzliche Beziehung besteht, so daß Lichtreizung durch ein ringförmiges UHTHOFFSches Fixierzeichen die Schwellenerregbarkeit und Unterschiedsempfindlichkeit, auch die Helligkeit eines überschwelligen Eindrucks im Zentrum herabsetzt (vgl. S. 481).

Stärke, nicht aber durch bloße auf die Farbreizfläche beschränkte Intensitätsänderung¹ einen raschen Wechsel von Tagessehen und unvollkommenem Dämmerungssehen mit farblosem Intervall und PURKINJESCHEM Phänomen herbeizuführen. Ein solcher Umschlagseffekt läßt sich am einfachsten durch die Annahme verstehen, daß die der Helladaptation entsprechende Funktion des Vermittlungsapparates des Tages- bzw. Farbensehens eine Hemmung ausübt auf den Vermittlungsapparat des Dämmerungssehens und diese Hemmung eben bei Momentandunkeladaptation in Wegfall kommt. Voraussetzung für das funktionelle Hervortreten des Dämmerungsapparates ist dabei ein gewisses Ausmaß von Empfangsbereitschaft, wie es eben bei einem Zustand nicht zu vorgeschrittener Helladaptation gegeben erscheint. (Statt „Empfangsbereitschaft“ wäre vom Standpunkte der Sehpurpurtheorie einfach „ein gewisser Sehpurpurgelbhalt“ zu setzen.)

In gewissen Fällen — so speziell bei Fischen, welche deutliche Vorlagerung der Fuscinkörner des Pigmentepithels und Verkürzung der Zapfenmyoide im Lichte, umgekehrt Rücklagerung der Fuscinkörner und Verkürzung der Stäbchenmyoide im Dunklen aufweisen — scheint geradezu eine abwechselnde Einschaltung der Zapfenaußenglieder als der Rezeptoren für das Tagessehen, der Stäbchenaußenglieder als der Rezeptoren für das Dämmerungssehen in die knapp hinter der *M. limitans externa* gelegene Bildregion zu erfolgen². Beim Menschen werden solche phototrope Veränderungen bisher allerdings vermißt.

Über die Genese des Schwarzprozesses und seine kontrastive Verstärkung wird seitens der Duplizitätstheorie keine Aussage gemacht. Dieselbe betrifft den peripheren, zum Teil den photochemischen Aufnahmeapparat, nicht das gesamte Sehorgan.

Bezüglich der Vermittlung farbloser wie farbiger Empfindungen durch die Zapfen — mit Ausschließlichkeit bezüglich der extrafovealen Zapfen, hingegen wechselnd mit der farblosen Dämmerungsfunktion bezüglich der Zapfen des stäbchenfreien Bezirkes — läßt die Duplizitätstheorie es an sich offen, ob man sich für eine Dreikomponententheorie mit abhängigem synthetischen Weiß oder für eine Vierfarbentheorie mit selbständigem Weißprozeß entscheidet. Der Hauptrepräsentant des Duplizitätsgedankens, J. v. KRIES, vertritt (ähnlich wie bereits WOINOW, PREYER, KÖNIG und McDOUGALL³) die erstere Annahme — allerdings in der eingeschränkten Form der Zonentheorie⁴ (vgl. S. 564). Diese Auffassung kann als

¹ Dieser Umstand ist anzuführen gegenüber der Annahme von S. HECHT, daß einfach aus photochemischen Gründen, nicht erst auf Grund einer Hemmungsbeziehung ein Nichtfunktionieren der Zapfen bei niederen Lichtstärken, umgekehrt ein solches der Stäbchen bei hohen Lichtstärken eintrete [J. gen. Physiol. **6**, 73 (1924)].

² EXNER, S. u. H. JANUSCHKE: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **114**, 693 (1905). — HERZOG, H.: Arch. Anat. u. Physiol. **1905**, 412. — FRISCH, K. v.: Z. vergl. Physiol. **2**, 393 (1925). — WUNDER, W.: Ebenda **3**, 1 (1925).

³ McDOUGALL [Mind **10** (1901) — Brain **24**, 577 (1901); **26**, 153 (1903)] betrachtet die Stäbchen als Vermittler des einfachen Weiß beim Dämmerungssehen, die Zapfen als dreikomponentig im Sinne von YOUNG und nimmt eine getrennte Vertretung beider Augen noch in der Hirnrinde an — unter spezieller Bezugnahme auf das Verhalten der Nachreaktion.

⁴ F. SCHENCKS Hypothese [Pflügers Arch. **115**, 545 (1906); **118**, 129 (1907)] nimmt hingegen je einen verschieden gearteten, einheitlichen Weißsebstoff in den Stäbchen und in den Zapfen an, welche beide zunächst für langwellige Strahlungen sehr wenig empfänglich seien; doch gewinne der Zapfensebstoff als „Reizempfänger“ durch eine photogene Veränderung (Panchromatisierung) an bezüglichlicher Empfindlichkeit und erfahre sodann als „Empfindungserreger“ eine Teilung in einen Gelb- und einen Blaubestandteil, der erstere weiterhin noch eine solche in einen Rot- und einen Grünbestandteil. Gegen letztere Vorstellungen spricht die Unabhängigkeit der farblosen und der farbigen Erregbarkeit. (Die Scheidung von „Reizempfänger“ und „Empfindungserreger“ nach SCHENCK knüpft zwar an TSCHERMAKS Trennung von Reizempfänger und Reagent an, hat jedoch einen ganz anderen Sinn!)

Theorie vom Doppelweiß, einem einfachen und einem dreikomponentigen, bezeichnet werden, wenn auch damit von v. KRIES — im Gegensatze zu KÖNIG u. a. — nur eine Doppelnatur der peripheren Vorgänge, nicht des zentralen Empfindungsprozesses gemeint ist. Die Argumente, welche v. KRIES und seine Mitarbeiter zugunsten einer Beibehaltung der Dreikomponentenlehre für die Zapfen beigebracht haben, vermögen m. E. den oben angeführten Gegengründen *nicht* standzuhalten, andererseits sprechen letztere durchaus nicht *gegen* das Duplizitätsprinzip; allerdings erscheint mir dieses — wie oben dargelegt — der Einschränkung auf eine *nicht*-qualitativ-sprunghafte, sondern bloß quantitativ-graduelle Sonderstellung der Foveazapfen bedürftig. Ohne die Annahme einer zwar nicht zentralen, doch peripheren Doppelnatur des Weiß — nämlich einer einfachen für das Dunkelaue, einer dreikomponentigen für das Hellauge —, hingegen mit der Statuierung von zwei qualitativ verschiedenen selbständigen Weißprozessen oder Reizvermittlern — am einfachsten von zwei photochemischen Weißsehstoffen (TSCHERMAK), einem im Dunkelaue (nämlich dem Sehpurpur) und einem im Hellauge dominierenden — und mit der Voraussetzung von zwei selbständigen Paaren gegenfarbiger Erregbarkeit erscheint die modifizierte Duplizitätstheorie sehr wohl annehmbar.

4. Rückschau und Ausblick auf einen Weiterbau der Theorie des Farbensehens.

Rückblickend sei der gegenwärtige Stand der Theorie des Farbensehens dahin charakterisiert, daß nur das *Vierfarbenprinzip* — nicht eine nur eine Scheinökonomie bedeutende Dreikomponententheorie in was immer für einer Form — als einwandfrei und fruchtbar bezeichnet werden kann, und zwar gilt dies speziell von einer Vierfarbenlehre mit Annahme zweier Paare von Gegenfarben — neben dem Paare Weiß und Schwarz — und mit der Annahme voller Selbständigkeit von farbiger und farbloser Erregung. Damit sowie mit der These der *Doppelwirkung* jedes farbigen Lichtes auf das Auge erscheint der Grundgedanke der HERINGSchen *Theorie der Gegenfarben* festgehalten. Hingegen muß die Vorstellung einer Konstanz der relativen farblosen Reizwerte oder Weißvalenzen¹ und damit die vornehmste Grundlage der Theorie einer spezifischen Helligkeit der Farben aufgegeben werden und durch die TSCHERMAKSche These einer elektiven Variabilität der Weißvalenzen mit dem Adaptationszustand sowie mit der Netzhautregion (im Hellauge) ersetzt werden. Bezüglich des Schwarzprozesses sei endogene Begründung im dauernd fortbestehenden zentralen Eigengrau und exogene Verstärkbarkeit auf dem Wege von Kontrasterregung angenommen, wobei letztere als sekundäre gegensinnige Seitenwirkung primärer Weißerregung innerhalb der ganzen präterminalen Strecke der Sehleitung erfolgt — analog den gekoppelten Wirkungen bei reziproker Innervation. Die Weißkomponente im Eigengrau ist sonach nur direkt verstärkbar, die Schwarzkomponente nur indirekt-kontrastiv verstärkbar; hingegen lassen sich die vier farbigen Erregungsweisen sowohl auf direktem wie auf indirektem Wege hinzufügen. Abgesehen von dem zentralen Nebeneinanderbestehen von endogenem Weiß und endogenem Schwarz im Eigengrau, verhalten sich direkt-exogenes Weiß und indirekt-exogenes Schwarz ebenso gegensätzlich wie Rot und Grün, Gelb und Blau: es besteht ein präterminaler Antagonismus (TSCHERMAK).

Wir gelangen somit zur Aufstellung von vier urfarbigen Valenzkurven im Spektrum und zwei Weißvalenzkurven für Tages- und für Dämmerungssehen, wie

¹ Vgl. speziell E. HERING: Lotos 7, 1, spez. 34ff., 89 (1887).

dies die unten S. 583 gegebene spektrale Valenztafel grob schematisch darstellt (vgl. Abb. 199). Im Spektrum erweisen sich drei Lichter als ausgezeichnet durch Einfachheit und Unveränderlichkeit des Farbentons bei Wechsel der Lichtstärke oder der extramacularen Netzhautregion, ferner bei längerer Einwirkung, endlich durch die Eigenschaft von Sättigungsdifferenzmaxima, während die vierte Urfarbe, das Urrot mit dem Purpur, fehlt. Gewiß ist die Form der Valenzkurven zunächst eine schematische¹, doch wird es auf Grund systematischer Untersuchungen gelingen, wenigstens angenähert die tatsächlichen Kurven zu ermitteln — und zwar auf Grund der Kriterien, daß bei Farbloserscheinen bzw. gesicherter Neutralität des Mischlichtes der Flächeninhalt der gegenfarbigen Kurven gleich sein muß, daß ferner die Farbordinaten für gegenfarbige Einzellichter bei einem bestimmten Intensitätsverhältnis gleich sind, daß endlich jenen disparatfarbigen Lichtern, welche bei verstimmender Einwirkung auf das Auge eine symmetrische Verschiebung der Kardinalpunkte zustande bringen, gleichgroße disparatfarbige Valenzen zugeschrieben werden dürfen (vgl. weiterhin das oben S. 450 Ausgeführte).

Die Spektrallichter gehören einem den farblos gedachten Mittel- oder Schwerpunkt umlaufenden Linienzug an, welcher entsprechend den drei spektralen Kardinallichtern Ecken, also deutlich den Charakter eines Viereckes aufweist, dessen vierte, dem Urrot zugehörige Ecke fehlt (vgl. Abb. 198, sowie S. 415). Bei dieser Modifizierung der HERINGschen Theorie der Gegenfarben wollen wir auch auf deren allgemeinphysiologische Einkleidung und Analogisierung lieber verzichten.

Andererseits sei die Duplizitätstheorie im weiteren Sinne, nämlich mit der Scheidung von Dämmerungs- und Tagessehen und die Annahme einer bloß graduellen Minderbeteiligung der fovealen Zapfen am Dämmerungssehen, endlich die Betrachtung des Sehpurpurs als des Reizvermittlers für die Weißerregung im Dunkelauge, als annehmbar und fruchtbar bezeichnet. Allerdings muß dabei ein Vorkommen von Sehpurpur auch in den Foveazapfen angenommen und die Totalfarbenblindheit der Stäbchen als einigermaßen problematisch bezeichnet werden. Im Anschluß an die Zonentheorie sei zwar nicht einfach zwischen peripheren und zentralen Einrichtungen unterschieden und für beide ein verschiedenes Differenzierungsprinzip (Dreigliedrigkeit dort, Viergliedrigkeit hier) angenommen, wohl aber sei die Unterscheidung getroffen zwischen dem wohl photochemischen Reizvermittler oder Photoreceptor einerseits, in welchem die entscheidende Lichtabsorption stattfindet, und dem erst durch diesen erregten nervösen Anteil oder Reagenten andererseits (Receptor-Reagenten-Theorie nach TSCHERMAK²). Der Reizvermittlungs-, Absorptions- oder Receptionsapparat ist rein peripher lokalisiert, der eigentlich nervöse Reaktionsapparat erscheint aber nicht bloß zentral gegeben, sondern reicht gestaffelt von der Peripherie bis ins Zentrum (TSCHERMAK — ähnlich bereits G. E. MÜLLER). Für den nervösen Anteil gilt die Annahme von drei Paaren gegensinniger Erregbarkeit im Sinne der HERINGschen Theorie der Gegenfarben, während diese an sich über Zahl und Qualität der

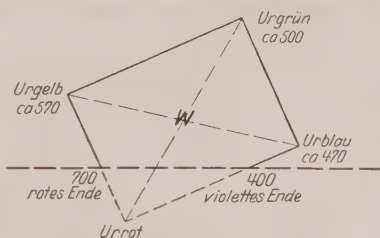


Abb. 198. Viereckiger Linienzug der Spektrallichter um den Schwerpunkt (W — entsprechend Weiß) mit fehlender bzw. ergänzter Urrotecke.

¹ Über evtl. notwendige Abänderungen am Detail der Valenzkurven (speziell bezüglich des Verhaltens von Lage der Gipfelpunkte der einen und der Nullpunkte der anderen Kurven) sei auf das oben S. 341 Ausgeführte verwiesen.

² TSCHERMAK. A.: Pflügers Arch. **70**, 297, spez. 325 (1897); **82**, 559, spez. 588 (1900) — H.-D.-A. spez. S. 784, 795ff. (1902).

Komponenten des Reizvermittlungsapparates bzw. der Sebstoffe — abgesehen von Selbständigkeit und Unabhängigkeit der Weiß- und der Farbvermittler — nichts aussagt.

Bezüglich des *Photoreceptionsapparates* sei folgende Vorstellung vertreten. Während die Weißerregung im nervösen Anteile einheitlich ist, scheinen im Reizvermittler zwei verschieden geartete selbständige Sebstoffe¹ vorhanden zu sein, welche Weißerregung vermitteln und von denen der eine beim Tagessehen, der andere beim Dämmerungssehen mehr oder weniger ausschließlich in Betracht kommt. Der letztere dürfte mit dem Sehpurpur identisch sein². Bezüglich der Sebstoffe für die Vermittlung der farbigen Erregungskomponenten besteht von vornherein keine Nötigung, einen Zusammenhang des die Erregung der einen Farbe und des die Erregung ihrer Gegenfarbe vermittelnden Stoffes anzunehmen; geradewegs auszuschließen ist — angesichts der sofortigen³ Hervorrufbarkeit von Blauempfindung auch im Zentrum und im dunkeladaptierten Auge durch Lichter oberhalb der spezifischen Farbschwellenintensität sowie angesichts der Unabhängigkeit von Weiß- und Farbermüdung — ein genetischer Zusammenhang eines Reizvermittlers für Farbe und eines der beiden Reizvermittler für Weiß, wie dies seinerzeit von EBBINGHAUS⁴ und KÖNIG⁵ für das aus dem Sehpurpur hervorgehende Sehgelb als Reizvermittler für Blau oder für die aus dem Weißsebstoff der Zapfen abgeleiteten Farbsebstoffe (von SCHENCK) vertreten wurde. Die beiden Weißsebstoffe und die Reizvermittler für farbige Erregungen sind unabhängig voneinander zu denken⁶. Über die Zahl der letzteren erscheint eine bestimmte Aussage derzeit nicht möglich; unberechtigt wäre es aber eine Dreizahl zu statuieren, vielmehr bedarf es der Annahme von wenigstens vier selbständigen Farbsebstoffen, die — im Gegensatz zum Weißsebstoff des Dunkel- auges, dem Sehpurpur — teils infolge erheblicher Verdünnung, teils infolge gegensätzlicher Lichtabsorption bei objektiver Untersuchung der Netzhaut unmerklich bleiben. Aus der hochgradigen Verschiebbarkeit der spektralen Kardinalpunkte durch farbige Verstimmung läßt sich der Schluß ableiten, daß die Kurven der einzelnen Farbsebstoffen bzw. die Absorptionskurven der anzunehmenden Farbsebstoffe nicht wie die Kurven der (manifesten) farbigen Valenzen scharf aneinandergrenzen, sondern in erheblichem Ausmaße übereinandergreifen, ja vielleicht über das ganze sichtbare Spektrum reichen (TSCHERMAK).

Es sei demnach, zunächst wenigstens, die ökonomische Annahme einer Sechsgliedrigkeit des Photoreceptors mit *sechs selbständigen Reizvermittlern* — zwei Weißsebstoffen, einem Rot-, Gelb-, Grün-, Blausebstoff — vertreten, während für den nervösen Reagenten *sechs in paarweisem Gegensatz verknüpfte oder*

¹ E. HERING (G.-Z. S. 112) schlägt die Bezeichnung „Empfangsstoffe“ vor, um eine Verwechslung mit den von ihm unterschiedenen Sehsbstanz (d. s. Anteile oder Qualitäten des nervösen Reagenten) zu vermeiden. Wurde doch mehrfach der Sehpurpur als Schwarz-Weiß-Sbstanz im Sinne HERINGS hingestellt!

² Die Möglichkeit einer Mehrzahl von Sebstoffen — neben dem Sehpurpur —, auch für die Weißerregung, hat zuerst W. KÜHNE erörtert [Hermanns Handb. 3 (1) (1879) — Unters. physiol. Inst. Heidelberg 3, 355 (1880) — vgl. auch O. HAAB: Korresp. bl. Schweiz. Ärzte 9 (1879)].

³ Bereits von J. v. KRIES [Nagels Handb. d. Physiol. 3, 278 (1905)] betont.

⁴ EBBINGHAUS, H.: Z. Psychol. u. Physiol. 5, 145 (1893).

⁵ KÖNIG, A.: Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 1899, 577. — Bezüglich der Bestreitung der Existenz des Sehgelbs überhaupt [E. KÖTTGEN u. G. ABELSDORFF: Z. Psychol. u. Physiol. 12, 161 (1895)] genüge es, zu verweisen auf S. GARTEN: Graefe-Sämischs Handb. d. Augenheilk., 2. Aufl., 3, Kap. XII Anhang, spez. S. 173ff.

⁶ Auch die von W. WÜRTH [Arch. f. Psychol. 1, 21 (1903)] vertretene Beimischungshypothese, welche die farbige Umstimmung auf Beimischung von Umwandlungsprodukten der Sebstoffe zurückführt, entbehrt m. E. der Berechtigung.

gegenfarbige Erregbarkeitskomponenten — nämlich Weiß-Schwarz-, Rot-Grün-, Gelb-Blau-Erregbarkeit — statuiert werden. Für die Absorptionskurven der Farbceptoren sei nachstehendes Schema entworfen, in welchem allerdings die spezielle Kurvenform einigermaßen willkürlich ist (Abb. 199 B). Unter der wohlbegründeten Voraussetzung, daß sich die photochemischen Wirkungen auf den Rot- und auf den Grünschstoff bzw. Gelb- und Blauschstoff mit verschiedenem Vorzeichen algebraisch summieren, also gleich starke ohne Effekt auf die Rot-Grün- bzw. Blau-Gelb-Erregbarkeit des nervösen Anteiles bleiben, läßt sich hieraus das Schema der Verteilung der manifesten farbigen Valenzen im Spektrum (Abb. 199 A) ableiten — vgl. oben S. 340, wo bereits der grob schematische Charakter der Farbvalenzkurven nachdrücklich betont wurde). Umgekehrt ist aus Valenzkurvenschema unter der wohlbegründeten Voraussetzung eines gewissen Übereinandergreifens der Receptorkurven ein Schema für letztere zu gewinnen, wie auch tatsächlich aus Abb. 199 A erst Abb. 199 B deduziert wurde.

Vorausgesetzt, daß die angenommenen Sehstoffe — so wie der Sehpurpur im Dunkelauge — in einer solchen Konzentration vorhanden sind, daß sie sich bei objektiver Betrachtung der Netzhaut in gemischtem farblosen Licht überhaupt verraten könnten, wäre für den Weißsehstoff des Hellauges entsprechend maximaler Absorption im Gelb, relativ guter im Rot, minder im Grün und gar im Blau eine grünlichblaue Färbung zu erwarten, für den Rotsehstoff entsprechend dem ersten Absorptionsmaximum im Spektralrot und dem zweiten im Violett eine Grünfärbung, auch für die anderen Farbsehstoffe eine Tinktion in der Richtung der Komplementärfarbe. Bei Neutralstimmung würde sich die Absorption seitens der Farbsehstoffe chromatisch gerade das Gleichgewicht halten, die Netzhaut also diesbezüglich sich gleichmäßig, nicht elektiv absorbierend verhalten, also nur weniger lichtdurchlässig, nicht aber objektiv gefärbt erscheinen — von der eventuellen grünblauen Färbung bei kompletter Ausbleichung des Sehpurpurs abgesehen, zumal da bei Verbleiben eines gewissen, evtl. ständig regenerierten Sehpurpurbestandes neben dem Hell-Weißsehstoff gleichfalls angenäherte Farblosigkeit resultieren würde. Hingegen könnte günstigenfalls farbige Dauerverstimmung zu einer objektiv nachweis-

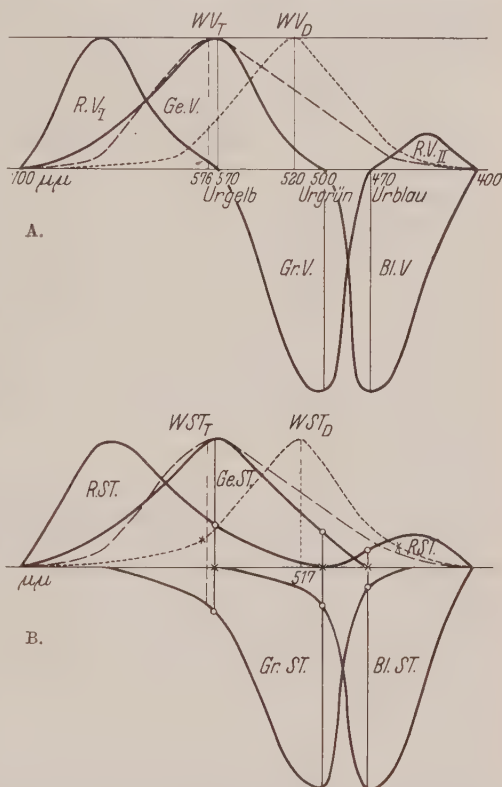


Abb. 199. A. Valenzkurven der Lichter des Normalspektrums eines farblosen Mischlichtes, und zwar vier urfarbige (Rot- und Grün-Valenzkurve, Gelb- und Blau-Valenzkurve) und zwei Weiß-Valenzkurven (Peripheriewerte nach TSCHERMAK, Dämmerungswerte nach KÖNIG) für Tagesehen und Dämmerungsehen in grob schematischer Darstellung. B. Abgeleitete Absorptionskurven der sechs Sehstoffe, und zwar des Rot-, Gelb-, Grün-, Blau-Sehstoffes ($R.St.$, $Ge.St.$, $Gr.St.$, $Bl.St.$) sowie des Weißsehstoffes für Tagesehen ($W.St._T$ — identisch gesetzt mit der Peripheriewertkurve) und des Weißsehstoffes für Dämmerungsehen ($W.St._D$ — entsprechend der Absorptionskurve des Sehpurpurs).

baren Verfärbung der Netzhaut in der Richtung derselben Farbe führen, worüber eigene Versuche im Gange sind.

Nach der oben entwickelten Vorstellung ergibt sich natürlich die Möglichkeit gesonderter individueller wie pathologischer Variationen im Receptionsapparate neben jenen im nervösen Reaktionsapparate. Vermutlich sind die absorptiven Verschiedenheiten, d. h. jene, welche durch bloße Intensitätsänderung einzelner Lichter ausgeglichen werden können, also anscheinend einem verschiedenen Grade von elektiver Lichtabsorption entsprechen, im photochemischen Receptionsapparate begründet, hingegen die sensitiven Differenzen an Farbschwelle, an Ausdehnung der Farb-Gesichtsfelder, an Kontrastempfindlichkeit auf den nervösen Reaktionsapparat zu beziehen. Das Verhalten der Typen unter den Farbentüchtigen wie unter den Rot-Grün-Blinden spricht jedenfalls zugunsten der Annahme einer solchen Doppeleinrichtung in der Netzhaut (vgl. oben S. 364). Vermutlich läßt sich die Lücke, welche die Theorie der Gegenfarben in der Erklärung der beiden Typen der Farbentüchtigen wie auch der Rot-Grün-Blinden noch offengelassen, durch eine auf dieser Grundlage aufgebauten Hypothese schließen. Bezüglich der Probleme der Photochemie des Sehens sei übrigens auf die gesonderte Darstellung in diesem Bande verwiesen¹. — Auch bezüglich der Nachbilder, deren Ablauf heute als ein kompliziert-rhythmischer mit Selbständigkeit der farblosen und der farbigen Komponenten erkannt ist, ebenso bezüglich der farbigen Verstimmung und der allgemeinen chromatischen Lichtwirkung muß die Theorie des Farbensinnes derzeit noch manche Lücke offenlassen.

Diese paar Ausblicke auf die Richtungen des weiteren Ausbaues einer Theorie des Farbensinnes mögen hier genügen. Wir dürfen uns ja nicht verhehlen, daß eine vorurteilsfreie Bereicherung des noch vielfach Lücken aufweisenden Tatsachenbestandes durch methodisch exakte Beobachtungen wenigstens vorläufig dringlicher und wichtiger erscheint als eine weitgehende Ausgestaltung des Gebäudes der Theorie, vor dessen allzu frühem Fertigmachen „als dem ewigen Fehler der menschlichen Vernunft“ uns kein Geringerer als KANT mit allem Nachdruck gewarnt hat.

¹ Vgl. dazu O. ZOTH [Erg. Physiol. **22**, 345 (1923)] sowie speziell F. WEIGERT [mit der m. E. unhaltbaren Hypothese einer Einheitlichkeit des Weißsehstoffes für das Tagesssehen (mit den Zapfen bzw. verdünntem Sehpurpur) und für das Dämmerungssehen (mit den Stäbchen bzw. konzentriertem Sehpurpur)]: Z. Elektrochem. **27**, 481 (1921) — Münch. med. Wschr. **68**, 1047 (1921) — Pflügers Arch. **190**, 177 (1921) — Z. physik. Chem. **100**, 537 (1922) [s. auch die oben S. 577, Anm. 3 gegebenen Zitate!]. — Abgesehen von den m. E. unhaltbaren mechanischen Reizungshypothesen (BURCH, HOUSTOUN, BARTON und BROWNING, v. DUNGERN) kann auch die Theorie der Reizung durch stehende Wellen (ZENKER, RAEHLMANN, CONSTANTIN, KOEPPE, FORBES), LASAREFFS Ionentheorie, ferner die Quanten- oder Elektronentheorie der Reizung nach JOLY, SCHANZ, LODGE, ANGELUCCI sowie POOLES photoelektrische Theorie, AIGNERS Resonanztheorie (vgl. auch v. DUNGERN, F. EXNER), auch die Oszillationstheorie F. W. FRÖHLICHs hier nicht behandelt werden.

Zur Lehre von den dichromatischen Farbensystemen.

Von

J. v. KRIES

Freiburg i. B.

Mit 2 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

v. HELMHOLTZ, H.: Handbuch d. Physiol. Optik. **2**, 3. Aufl. — v. KRIES, J.: Gesichtsempfindungen. Nagels Handbuch der Physiol. **3**, 109 ff.

Entsprechend dem, was zu Anfang des Abschnittes über die Duplizitätstheorie ausgeführt wurde, erscheint es auch für die Anomalien des Farbensinnes angezeigt, neben der vollständigen Darstellung des Gegenstandes einzelne Teile für eine spezielle Besprechung unter besonderen Gesichtspunkten abzusondern. Es handelt sich hierbei um die sog. *dichromatischen Farbensysteme*, die durch die Schärfe ihrer Gesetzmäßigkeiten, durch die Eigenart ihres Zusammenhanges untereinander und mit dem normalen Farbensinn vorzugsweise beachtenswert sind. — Ich beginne hier sogleich mit derjenigen Tatsache, die in prägnanter Ausdrucksweise durch die erwähnte Bezeichnung festgelegt wird. Wir finden nicht selten Sehorgane, für die die einfache Regel gilt, daß jedes Licht ebenso aussieht wie eine bestimmte Mischung eines lang- und eines kurzwelligen Lichtes. Der Nachweis, daß sich dies so verhält, wird zweckmäßig mit der messenden Ermittlung der einem beliebigen Licht gleich erscheinenden Rot-Blaumischung erbracht. Man benutzt dazu am besten einen der zahlreichen für diese besonderen physiologischen Zwecke konstruierten Spektralapparate. Die Durchprüfung eines ganzen Spektrums in dieser Weise wird als eine *Eichung*¹ bezeichnet, wobei die reinen Lichter, ein rotes und ein blaues, die in dem Verhältnis zu mischen sind, daß sie einem beliebigen andern gleich erscheinen, *Eichlichter* genannt werden.

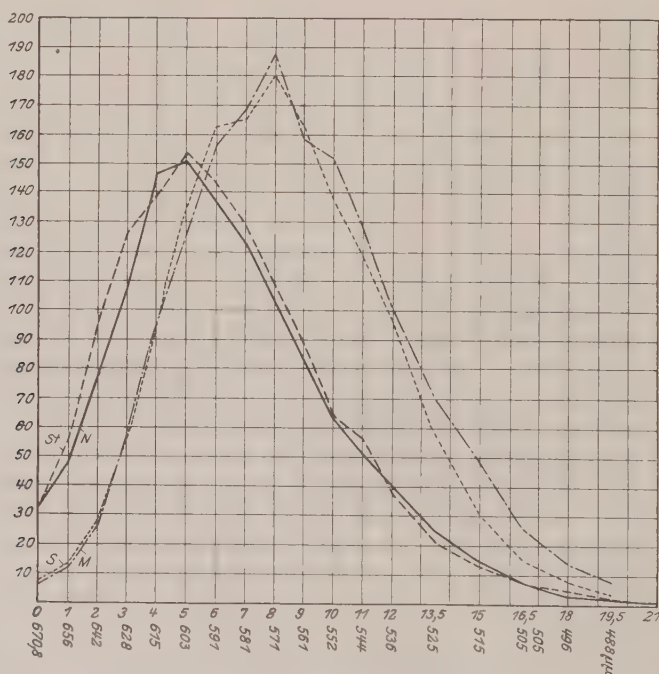
Die folgende Tabelle und die Abb. 200 u. 201 lassen als wichtigste Tatsachen die folgenden erkennen:

1. Es bestätigt sich, daß die 4 untersuchten Farbensysteme in strengem Sinne dichromatische sind. Für jedes von ihnen gilt, daß zu jedem reinen Licht ein ihm genau gleich aussehendes Blau-Rotgemisch hergestellt werden kann. Bemerkenswert ist dabei, daß die Blauwerte erst von Wellenlängen unterhalb 540 $\mu\mu$ mit von Null verschiedenen Beträgen auftreten. Die sämtlichen Lichter,

¹ v. KRIES: Gesichtsempfindungen. Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 119, 152 — Z. Psychol. **12**, 1.

Tabelle 1.

Spektraler Ort und Wellenlänge des ho- mogenen Lichtes $\mu\mu$	Beobachter Deutanop N.		Beobachter Deutanop S.		Beobachter Protanop S.		Beobachter Protanop M.	
	Rot- werte	Blau- werte	Rot- werte	Blau- werte	Rot- werte	Blau- werte	Rot- werte	Blau- werte
0	670,8	33		33,4	5,3		4,9	
1	656	48		56,4	9,1		8,4	
2	642	79		95,0	19		18	
3	628	107		126	38		38,5	
4	615	147		138	63		63	
5	603	151		155	90		84	
6	591	137		144	109		105	
7	581	124		129	111		113	
8	571	103		108	120		126	
9	561	82		89	108		106	
10	552	64		65	92		101	
11	544	52		56	78		85	
12	536	41	6,3	37,4	65		67,5	
13,5	525	26	12	21	38,3	11,0	46,8	
15	515	15	28	13,7	20,6	34	32,8	13
16,5	505	7,7	36	7,5	9,8	35	17,2	29
18	496	3,7	48	4,1	4,8	47	8,4	33
19,5	488	1,6	62	1,9	2,2	57	5,3	49
21	480	0,9	64	0,9	0,9	66	2,9	71
23	469	0,3	70	0,3	0,3	67	1,0	69
24,7	460,8	—	67	—	—	54	—	66

Abb. 200. Verteilung der Rot-(W)-Werte im Dispersionsspektrum des Gaslichtes für 2 Protanopen (Rot-
blinde) S. und M. - . - . und für 2 Deutanopen N. ——— und St. - - - -.

deren Wellenlängen von dem genannten Punkt bis gegen das langwellige Ende des Spektrums hin liegen, sind also, wie ich es ausgedrückt habe, von gleicher

Reizart, d. h. es bedarf nur einer passenden Abgleichung der Intensitäten, um zwei beliebige Lichter oder Lichtgemische dieses Bereiches ganz gleich aussehen zu lassen.

2. Die Eichungsergebnisse stimmen für je 2 der 4 untersuchten Personen mit großer Annäherung überein, während das eine Paar sich von dem anderen sehr auffällig unterscheidet. Wir berühren hiermit einen besonders wichtigen Punkt. Denn bekanntlich ist es von einigen Seiten längere Zeit bezweifelt, ja sogar mit Lebhaftigkeit bestritten worden, daß es zwei durch einen scharfen Unterschied getrennte Gruppen von Dichromaten gäbe. Es war HERING, der im Anschluß an seine bekannte Theorie des Sehorgans die sämtlichen Dichromaten als Rot-Grünblinde bezeichnete, und er war der Meinung, daß die zwischen ihnen bestehenden, namentlich in den Verwechslungsgleichungen zum Ausdruck kom-

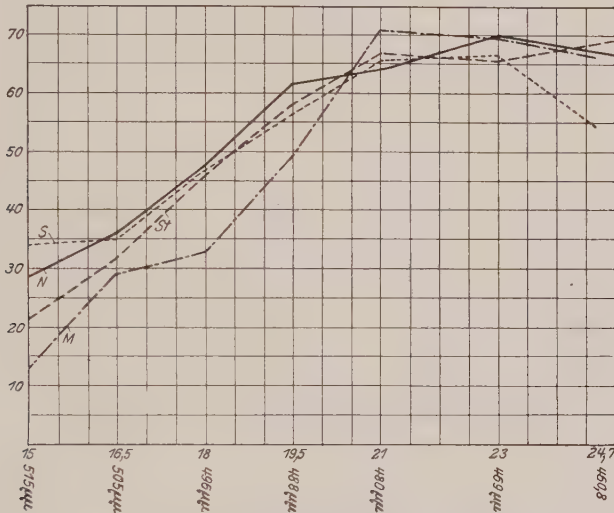


Abb. 201. Verteilung der Blauwerte im Dispersionsspektrum des Gaslichtes für S. M. - - - - N. ——— und St. - · - · -.

menden Unterschiede physikalischen Ursprungs, nämlich durch Absorption des Lichts in den durchsichtigen Körpern des Auges bewirkt seien, da diese lichtabsorbierenden Körper, besonders der Farbstoff des gelben Flecks bei verschiedenen Personen in merklich ungleichem Maße vorhanden sei. Die genauere Betrachtung der Eichungen läßt unzweideutig erkennen, daß es sich so nicht verhält¹. Aus den Untersuchungen von SACHS u. a. wissen wir, daß der genannte gelbe Farbstoff langwelliges Licht bis etwa zur Wellenlänge $540 \mu\mu$ gar nicht absorbiert, daß die Absorption erst von dieser Stelle ab merklich wird, ansehnlichere Werte aber erst bei Wellenlängen von 500 und noch kleineren erreicht. Tatsächlich aber sehen wir, daß der Verlauf der Reizwerte, die „Valenzkurve“ nach der Bezeichnung HERINGS, gerade im langwelligen Teil des Spektrums für die beiden Arten der Dichromaten gänzlich verschieden ist. Der Höchstwert liegt für die einen bei 603, für die anderen bei $571 \mu\mu$. Für die einen sinken die Reizwerte gegen das langwellige Ende des Spektrums hin bedeutend früher und stärker ab. Demgemäß war ja auch schon in alten Zeiten und mit noch unvollkommenen Hilfsmitteln die Tatsache festgestellt, daß für die eine Gruppe die

¹ Vgl. hierüber Genauerer namentlich bei v. KRIES: Z. Psychol. **13**, 265f., 301f.

Sichtbarkeit des Spektrums sich weniger weit in die langwelligen Lichter hinein erstreckt als für die anderen und für normale Personen, daß jene das Spektrum „am roten Ende verkürzt“ sehen.

Da die vollständige Eichung des Spektrums eine schwierige und zeitraubende Arbeit ist und daher nicht für sehr viele Personen durchgeführt werden kann, so haben wir damals die Untersuchung zwar nachweisbar auf eine ansehnliche Anzahl von Personen erstreckt, bei diesen aber uns auf die Feststellung nur einer besonders charakteristischen und geeigneten Verwechslungsgleichung beschränkt. Hierzu wurde die Gleichung zwischen *Lithiumrot* und *Natriumgelb* gewählt, es wurde also für jeden der betreffenden Beobachter diejenige Stärke des Lithiumrot ermittelt, die einem bestimmten Natriumgelb jener gleich aussah. Die folgende

Tabelle 2.

1	36,3—38,4	6	37,3	11	213	16	210
2	37,3	7	36,9	12	211	17	200
3	37,0	8	38,0	13	205	18	210
4	37,0	9	40,0	14	196	19	203
5	37,8	10	214	15	198	20	225

Tabelle (Tab. 2) läßt erkennen, daß die betreffenden Werte für 9 Personen innerhalb ziemlich enger Grenzen um 40, für 11 andere um 200 herum schwanken. Die beiden Gruppen treten also deutlich auseinander; innerhalb jeder einzelnen besteht eine sehr befriedigende Übereinstimmung¹. Daß diejenigen Personen, die nur mittels dieser Stichprobe untersucht wurden, auch hinsichtlich der ganzen Eichung mit den vollständig durchgeprüften übereinstimmende Ergebnisse geliefert haben würden, darf mit Wahrscheinlichkeit angenommen werden.

3. Zwischen den beiden derselben Gruppe zugehörigen Personen zeigen die Verwechslungsgleichungen kleine Unterschiede, die nach Art und Betrag zu der Annahme passen, daß es sich hier in der Tat um einen physikalisch bedingten, durch das Maculapigment verursachten Unterschied handelt².

4. Was endlich die Beziehungen der beiden dichromatischen Systeme zum Normalen anlangt, so ist mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß, wie das schon SEEBECK vermutungsweise ausgesprochen hat, alle Lichtgemische, die dem normalen Auge gleich aussehen, auch für die beiden dichromatischen Sehorgane gleich erscheinen. Es muß indessen zugegeben werden, daß diese Aufstellung nicht mit derjenigen Sicherheit und Präzision gemacht werden kann, wie man das wünschen könnte und wie sich der Typenunterschied der beiden Gruppen von Dichromaten feststellen läßt. Für den langwelligen Teil des Spektrums läßt sich allerdings mit recht befriedigender Genauigkeit dartun, daß eine Gleichung, die für *beide Arten* der Dichromaten gültig ist, auch für den Normalen zutrifft³. Dagegen stoßen wir im kurzwelligen Teil deswegen auf Schwierigkeiten, weil der Verlauf der Blauwerte überhaupt erhebliche Schwankungen aufweist, die mit Wahrscheinlichkeit auf die beträchtliche und individuell stark verschiedene Pigmentierung der Macula zurückzuführen sind. Immerhin erschien es, als ich diese Erscheinungen zuerst beobachtete, als nächstliegende Annahme und kann auch gegenwärtig noch als sehr wahrscheinlich gelten, daß

¹ v. KRIES: Gesichtsempfindungen. Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 156. Zu ähnlichen Ergebnissen war übrigens schon DONDERS gelangt, wenn auch infolge der Unvollkommenheit seiner Hilfsmittel mit weniger guter Übereinstimmung innerhalb der einzelnen Gruppe. Arch. Anat. u. Physiol. **1884**, 528.

² Z. Psychol. **13**, 265.

³ v. KRIES: Z. Psychol. **13**, 274.

der einen Gruppe der Dichromaten ein erster, der anderen ein zweiter Bestandteil des normalen Sehorgans fehlt. Daraufhin habe ich die einen als *Protanopen*, die anderen als *Deutanopen* bezeichnet¹.

Schon die ersten genaueren Beobachtungen ließen keinen Zweifel darüber bestehen, daß diese Erscheinungen ein sehr beachtenswertes Licht über die Einrichtung des Sehorgans verbreiten. Der von YOUNG herrührende, dann von HELMHOLTZ, nicht minder aber auch von HERING aufgenommene Gedanke von dem Aufbau des Sehorgans aus 3 Bestandteilen schien eine sehr greifbare Bestätigung zu finden. Wie das normale Organ sich aus *drei* Teilen zusammensetzt, so scheint das anomal gebildete sich aus *zweien* zusammenzusetzen, so daß die Mannigfaltigkeit der Empfindungen, die normalerweise eine dreifach bestimmte ist, nunmehr in eine zweifach bestimmte verwandelt ist. Als die einfachste Auffassung bot sich zugleich die, daß von den 3 Bestandteilen des normalen Sehorgans einer fehle, bei normaler Beschaffenheit der beiden andern, daß die Anomalie also eine reine *Ausfallserscheinung* darstelle; damit schien zugleich auch die Möglichkeit gegeben, die Beschaffenheit dieses fehlenden Bestandteiles näher kennenzulernen. Fehlt z. B. von den Bestandteilen des normalen Auges *ABC* der erste, so wird zu schließen sein, daß 2 Lichter, die ihm ununterscheidbar sind, während sie für das normale Organ ungleich erscheinen, ausschließlich hinsichtlich ihrer Wirkung auf jenen Bestandteil *A* sich unterscheiden, auf *B* und *C* dagegen übereinstimmend wirken.

Eine systematische Untersuchung der Verwechslungsgleichungen wird also gestatten, die Beschaffenheit dieses Bestandteiles, soweit seine Affizierbarkeit durch Licht in Betracht kommt, kennenzulernen. So sagte HELMHOLTZ seinerzeit, das Studium der Ausfallserscheinungen bei den Farbenblinden sei, soweit er sähe, zur Zeit das einzige Hilfsmittel, die Beschaffenheit der angenommenen 3 Komponenten genauer kennenzulernen. HERING folgte dem gleichen Gedankengang, indem er an seine Theorie der Gegenfarben die Folgerung knüpfte, daß es nur eine Art angeborener Farbenblindheit gebe, die als Rot-Grünblindheit zu bezeichnen sei.

Seit langem hat sich nun herausgestellt, daß die Dinge so einfach nicht liegen. Daß der bei den Dichromaten ausfallende Bestandteil nicht ohne weiteres mit dem identifiziert werden kann, der in der Theorie der Gegenfarben als psychologisch ausgezeichnet sich heraushebt, das folgt schon aus der zweifachen Art der Formen, aus dem vorhin erwähnten strengen Auseinanderfallen der *Protanopen* und *Deutanopen*. Auch die älteren HELMHOLTZschen Vorstellungen aber stoßen auf kaum überwindbare Schwierigkeiten, sobald wir erwägen, was die Dichromaten eigentlich sehen. Grundsätzlich kann man sich zwar auf den Standpunkt stellen, daß wir überhaupt nicht in der Lage sind, uns darüber zu unterrichten, was Personen mit einem von den unserigen abweichenden Sehorgan eigentlich empfinden. Wir müssen jedoch beachten, daß in bezug auf die ganze Funktion des *Dämmerungssehens* normale und dichromatische Sehorgane irgendeinen greifbaren Unterschied nicht darbieten. Dadurch wird denn doch im höchsten Grade wahrscheinlich, daß wenigstens bei dieser Art des Sehens auch das Empfinden bei dem einen oder dem anderen übereinstimmt. Ist aber das der Fall, so werden wir zu der weiteren Folgerung gedrängt, daß auch beim Tagesschen die Dichromaten, sobald das ganze unzerlegte Tageslicht auf ihr Auge einwirkt, sie also z. B. weiße oder graue Körper betrachten, eine Empfindung erhalten, die von derjenigen, die wir farblos nennen, nicht merklich verschieden ist. Dann muß aber bei diesen Personen die Betätigung der beiden Bestandteile *B* und *C* oder

¹ Z. Psychol. 13, 248.

A und *C* einen ganz anderen Empfindungserfolg haben als beim normalen, der alle drei Bestandteile *A*, *B* und *C* besitzt. — Alle diese Tatsachen drängen zu einer Vorstellung, die ich seit langer Zeit befürwortet habe.

In der Funktion des Sehorgans sind sicherlich mehrere Vorgänge hintereinander geschaltet. Die erste Phase besteht in der Umwandlung des Lichtes selbst in irgendeine andere Energieform; sie spielt sich also in denjenigen Gebilden ab, die wir im engsten Sinne als Empfänger (Receptoren) zu bezeichnen haben. An sie schließen sich die Vorgänge in der ganzen Reihe der uns größeren teils bekannten morphologischen Einheiten, die sich vom Sehepithel bis zu den Zellen der Hirnrinde aneinanderreihen. Wir können uns wohl denken, daß jeder sich als Funktion von 3 Veränderlichen darstellt, daß aber die elementaren Bestandteile, aus denen sich jeder zusammensetzt, oder die ausgezeichneten Punkte, die jeder darbietet, einander nicht entsprechen. So könnte dann wohl in der Peripherie, im Gebiet der Receptoren eine Komponentengliederung ähnlich der von HELMHOLTZ angenommen gegeben sein, keineswegs aber brauchte die Betätigung eines dieser einfachen Elemente eine im psychologischen Sinne reine oder elementare *Empfindung* auszulösen. Ich habe diese versuchsweise angenommen, in ihrer Funktion sich aneinanderschließenden Abschnitte des Sehorganes als *Zonen* bezeichnet.

Geht man von dieser allgemeinen Anschauung aus, so ergibt sich für die Ausfallerscheinungen eine Fülle von Möglichkeiten. Diese hier ins einzelne zu verfolgen, würde in bedenklicher Weise auf den Boden des Hypothetischen führen, jedenfalls auch hier nicht am Platze sein. Doch möchte ich einigen hierhergehörigen Bemerkungen Raum geben. Nehmen wir an, daß in der Zone der Receptoren eine Gliederung in 3 Bestandteile *A*, *B*, *C* gegeben ist, deren Natur annähernd etwa den HELMHOLTZschen Komponenten entspricht, und daß in einer dem Empfinden nähergerückten zentraleren Region eine Gliederung in Hauptbestandteile *X*, *Y*, *Z* besteht, deren Beschaffenheit sich der psychologischen Betrachtung und der Theorie der Gegenfarben anschließt, so erscheint es wohl denkbar, daß, wenn z. B. der Bestandteil *A* fehlt, dadurch eine Sehweise hervorgebracht wird, bei der in den Empfindungen doch 2 der psychologischen Hauptbestandteile, etwa die farblosen und die Gelb-Blauempfindungen erhalten sind, ein dritter, wiederum in psychologischem Sinne einheitlicher, nämlich die Rot-Grünempfindung aber ausfällt. So könnte z. B. ein Protanop der Rot-Grünempfindung beraubt sein, während ihm die Gelb-Blauempfindungen neben den farblosen geblieben sind. Es ist aber auch kein fernliegender Gedanke, daß, wenn die Protanopie durch den Ausfall des Bestandteiles *A* bedingt ist, die Deutanopie gar nicht auf dem Mangel des zweiten funktionell koordinierten Körpers *B* beruht, sondern auf einer Schädigung, die einer anderen Region angehört und etwa als ein Mangel von *Y* aufgefaßt werden muß¹. Es darf ferner hier an Beobachtungen erinnert werden, die, der neuesten Zeit angehörig, wohl noch nicht spruchreif, aber jedenfalls von Interesse sind. HESS² hat angegeben, daß die Protanopen, abgesehen vom Fehlen der Rot-Grünempfindung auch hinsichtlich der Leistung des Gelb-Blauesinnes hinter dem Normalen und hinter dem Deutanopen zurückbleiben. Ich hatte schon an anderer Stelle³ mich darüber ausgesprochen,

¹ Vorstellungen dieser Art finden sich auch schon in der Theorie der Gesichtsempfindungen, die G. E. MÜLLER aufgestellt und bis zum Jahre 1924 in spezieller Weise entwickelt hat. Z. Psychol. 10, 1, 321; 14, 1, 161 — Typen der Farbenblindheit. Göttingen 1924.

² HESS: Farbenlehre. Erg. Physiol. 20.

³ v. KRIES: Zur physiologischen Farbenlehre. Klin. Mbl. Augenheilk. 70. 577 (1923).

daß diese Angabe zunächst wohl noch einer entscheidenden Bestätigung bedarf, daß aber, wenn sie sich wirklich als zutreffend herausstellen sollte, sie gerade im Sinne der Zonentheorie nichts besonders Auffälliges bedeuten würde. Auch wenn in beiden Fällen, Protanopie und Deutanopie, die Empfindung von Blau und Gelb möglich ist, so steht sie jedoch jedenfalls unter ganz anderen Bedingungen, wenn im Gebiete der Rezeptoren *A* und *C* gegeben sind, während *B* fehlt, als wenn, bei Fehlen von *A*, *B* und *C* vorhanden sind. Daß der Bestandteil *A*, dessen Fehlen die Protanopie bedingt, für das ganze Sehorgan eine beherrschende Bedeutung besitzt, daß durch seinen Mangel die Funktion desselben in den verschiedensten Hinsichten quantitativ beschränkt wird, das ist ein durchaus nicht befremdender Gedanke.

Die letzten Erwägungen führen auf die allgemeine Frage, wie wir uns den Zusammenhang der im Sehorgan hintereinandergeschalteten Abschnitte (Rezeptoren, Erregungsleiter, Empfänger usw.) zu denken haben. Diese Fragen gewinnen an Interesse, wenn wir sie mit Gedanken der neueren Biologie in Verbindung setzen. Von vornherein hat die Annahme, daß die Rezeptoren des Sehorgans zu einer *dreifach* bestimmten Mannigfaltigkeit von Vorgängen befähigt sind, daß aber diese Befähigung sozusagen unverwertet bleibt, weil die Empfindungen selbst als Funktion von nur *zwei* Veränderlichen erschöpfend bestimmt sind, etwas Befremdendes. Ebenso wird man nicht gern annehmen, daß ein dreifach bestimmtes System von Empfindungen an sich möglich ist, aber wegen der Beschränktheit der Rezeptoren nicht zur Geltung kommt und für den Organismus ohne Wert bleibt. Die Abneigung, derartige Annahmen zu machen, kann sich auf die bloße Zweckmäßigkeitserwägung stützen, daß unter solchen Umständen komplizierte Bildungen *überflüssig* erscheinen. Eine festere Grundlage aber gewinnen diese Bedenken durch die modernen Anschauungen über die die individuelle Entwicklung beherrschenden Zusammenhänge. So liegt uns die Frage nahe, ob nicht die cerebralen Substrate der optischen Empfindung in ihrer Entwicklung von den Rezeptoren und den sich diesen direkt anschließenden Gebilden abhängig sind. Man darf vielleicht vermuten, daß hier Zusammenhänge bestehen, vermöge deren solche in sich nicht zusammenstimmende und daher zweckwidrige Bildungen ausgeschlossen werden. Ist die ganze Entwicklung des Sehorgans durch eine Anzahl derartiger *Korrelationen* beherrscht, so werden wir erst durch einen vollen Einblick in diese einmal in die Lage kommen, ganz zu verstehen, was an angeborenen Anomalien vorkommt und was nicht vorkommt.

Daß die für das normale Sehorgan geltenden Mischungsgleichungen auch für die beiden typischen und häufigen Formen der Dichromaten (Protanopen und Deutanopen) zutreffen, das ist ohne Zweifel, auch wenn über ihre Deutung noch die soeben besprochenen Zweifel bestehen, eine Tatsache von hoher Bedeutung. Diese nachdrücklich zu unterstreichen, war die Hauptabsicht dieser Bemerkungen. Seit einer Reihe von Jahrzehnten ist aber bekannt, daß es auch Anomalien gibt, die gerade durch den Mangel dieses Zusammenhanges charakterisiert sind, Personen für die die Mischungsgleichungen des normalen Auges nicht zutreffen. Es ist dies zuerst für die sog. *Rayleighgleichung* bemerkt worden, die Gleichung zwischen einem Rot-Grüngemisch (Lithiumrot und Thalliumgrün) und reinem Natriumgelb. Es gibt Personen, die, um hier Gleichheit zu erzielen, in die Mischung beträchtlich mehr Grün nehmen müssen als die sich als Norm heraushebende überwiegende Mehrzahl, aber auch andere, bei denen die Abweichung im entgegengesetzten Sinne stattfindet, also relativ mehr Rot erfordert wird. Für diese von RAYLEIGH und DONDERs beobachteten Personen hat A. KÖNIG die Bezeichnung der *anormalen Trichromaten* eingeführt, die sich erhalten und

eingebürgert hat. Die schon von DONDERS ausgesprochene Vermutung, daß diese Personen auch in anderen Hinsichten von der Norm abweichen, daß sie einen mehr oder weniger abgeschwächten Farbensinn besitzen, ist in späterer Zeit, namentlich durch die sehr ausgedehnten Untersuchungen von W. NAGEL¹, bestätigt worden. Dieser hat auch die zum Teil sehr eigenartigen Formen, in denen sich dabei die „Farbenschwäche“ bemerklich macht (verzögerte Erkennung, Steigerung des simultanen Kontrastes u. a.), des genaueren untersucht. Daß mindestens die überwiegende Mehrzahl derjenigen Personen, die sich durch eine von der Norm abweichende Rayleighgleichung als anomale charakterisieren, auch solche Erscheinungen von Farbenschwäche zeigen, wird wohl gegenwärtig nicht mehr bezweifelt. Auch ist man geneigt anzunehmen, daß die „Anomalien“ in zwei Gruppen zerfallen und daß diejenigen, die in der Rayleighgleichung oder bei Herstellung eines farblos erscheinenden Gemisches aus Rot und Grün mehr Rot erfordern, zu den Protanopen, diejenigen, die mehr Grün erfordern, zu den Deutanopen in näherer Beziehung stehen. Daraufhin hat man sich daran gewöhnt, von *Protanomalien* und *Deutanomalien* zu sprechen. Gerade diese Beziehungen aber sind vorläufig noch keineswegs endgültig geklärt.

Die theoretische Deutung wird besonders dadurch erschwert, daß sowohl die Protanomalien wie die Deutanomalien eine Fülle verschiedener Formen darbieten (im vollen Gegensatz zu der typischen Gleichartigkeit aller Protanopen und aller Deutanopen), die wir vorderhand weder scharf charakterisieren noch auch nur in Reihen ordnen können, die sich als gradweise Abstufungen eines bestimmten Defekts mit Sicherheit darstellen ließen. Natürlich darf man sich hier nicht durch unbestimmte und vieldeutige Bezeichnungen irreführen lassen. Braucht jemand in der Rayleighgleichung verhältnismäßig mehr Grün als andere, so ist man wohl versucht, seinem Sehorgan eine „Unterempfindlichkeit gegen Grün“ zuzuschreiben. Auch hat man wohl daran gedacht, in der Deutanopie das Extreme einer solchen Anomalie zu erblicken, bei der die Empfindlichkeit für Grün auf Null gesunken ist. Ebenso könnte man auch das Verhältnis von Protanomalie und Protanopie aufzufassen geneigt sein. Man muß jedoch beachten, daß es sich bei einer Verschiebung der Rayleighgleichung in dem Sinne, wie wir sie bei den Deutanomalien finden (einem Zuviel von grünem Licht), um eine Unterempfindlichkeit gerade des der Grünempfindung dienenden Bestandteiles im Sehorgan handeln muß und auch bei diesem um eine Unterempfindlichkeit gerade gegen bestimmte *Spektralbezirke* (das Thalliumgrün und vermutlich seine nähere Umgebung). Nichts steht im Wege, eben diesem der Grünempfindung dienenden Bestandteil auch z. B. eine erhöhte Empfindlichkeit gegen das langwellige Licht der Lithiumlinie zuzuschreiben. Suchen wir aber, was nicht minder zulässig erscheint, den Grund der Anomalie in einer Abnormität des der Rotempfindung dienenden Bestandteils, so können wir wiederum diesem eine verminderte Empfindlichkeit gegen das langwellige Licht aus der Gegend der Lithiumlinie oder eine erhöhte gegen das grüne Licht im Bereich der Thalliumlinie zuschreiben. Suchen wir also nach einem ganz allgemeinen Ausdruck, der die Erscheinungen nicht in unberechtigter Weise spezialisiert, so werden wir nur von einer *Verschiebung der Valenzkurven* sprechen dürfen. Erst eine vollständige *Eichung des Spektrums* würde also diese Seite des Tatbestandes vollständig aufklären. Ob sich aus ihr durch die Annahme veränderter „Valenzkurven“ die funktionelle Minderwertigkeit, die Erscheinungen der „Farbenschwäche“ in befriedigender Weise würde ableiten lassen, wie es KÖNIG annahm und wie es in ähnlicher Weise

¹ NAGEL, W.: Klin. Mbl. Augenheilk. **42**, 356 (1904) — Z. Psychol. **41**, 239, 319, 435 (1906).

FICK schon für die Netzhautperipherie versucht hatte, das ist vorderhand noch eine durchaus offene Frage. Endlich aber stehen wir hier, sobald wir die Dinge unter entwicklungsgeschichtlichem Gesichtspunkte betrachten, vor weit schwierigeren Fragen als bei den dichromatischen Farbensystemen. Das *Fehlen* eines bestimmten Bestandteils bei unveränderter Beschaffenheit der anderen stellt jedenfalls ein einfacheres Problem dar als die qualitative Veränderung eines einzelnen, die uns wieder auf eine dem Verhältnis nach veränderliche Zusammensetzung aus anderen hinweist usw. So bilden die anomalen trichromatischen Farbensysteme zur Zeit ein Kapitel, das noch mit großen Schwierigkeiten und Dunkelheiten behaftet ist. Für die Heraushebung einfacher und bedeutungsvoller Sätze, wie es bei den Dichromaten der Fall ist, bietet sich hier kaum ein Anhalt. Ich habe daher hier, schon im Hinblick auf die Darstellung an anderer Stelle dieses Handbuches, keinen Anlaß, auf den Gegenstand ausführlicher einzugehen.

Die „Farbenkonstanz“ der Sehdinge¹.

Von

ADHÉMAR GELB

Frankfurt a. M.

Mit 10 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

HERING, E.: Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. 1905–1920. Sonderabdruck aus Graefe-Saemischs Handb. d. Augenheilk., I. T., XII. Kap. — KATZ, D.: Die Erscheinungsweisen der Farben und ihre Beeinflussung durch die individuelle Erfahrung. Z. Psychol. Erg.-Bd., 7 (1911). — BÜHLER, K.: Handb. der Psychologie, I. T., H. 1: Die Erscheinungsweisen der Farben. Jena 1922.

Vorbemerkungen.

Die Tatsache, daß das Problem der sog. „Farbenkonstanz der Sehdinge“ in einem „Handbuch der Physiologie“ eine selbständige Bearbeitung erfahren soll, bedarf einer gewissen Begründung und Rechtfertigung. Denn es waren Psychologen und nicht Physiologen, die, ausgehend von bestimmten Beobachtungen und Überlegungen HERINGS, für das hier zu behandelnde Problem strenge Untersuchungsmethoden geschaffen und ein umfangreiches Versuchsmaterial gewonnen haben. Daß es gerade Psychologen waren, die sich diesem Wahrnehmungsproblem widmeten, ist, historisch gesehen, durchaus nicht zufällig: Man hielt die Erscheinungen der sog. Farbenkonstanz ganz oder zu einem großen Teile für den Effekt „psychologischer“ (zentraler) und nicht „physiologischer“ (peripherer) Vorgänge, entsprechend der — wohl hauptsächlich unter dem mächtigen Einflusse von HELMHOLTZ entstandenen — Auffassung, daß man in der Wahrnehmungslehre überhaupt sog. „höhere“, „verwickeltere“ Vorgänge von „niedereren“, „elementaren“ zu unterscheiden habe. Danach soll der Physiologe die letzten, nicht mehr zurückführbaren „Empfindungs“-vorgänge, gleichsam als festen Unterbau der „komplexeren“ Wahrnehmungsfunktionen zu erforschen haben, der Psychologe aber die mehr „akzessorischen“, höheren Prozesse, die sich dem niederen Geschehen (den Empfindungen) „überordnen“ und dieses nachträglich unter Umständen „modifizieren“.

¹ Folgende Schriften werden in abgekürzter Weise zitiert: HELMHOLTZ, H. v.: Physiologische Optik, 3 Bde, 3. Aufl. (1910/11), zitiert HELMHOLTZ, Optik **1**, **2** u. **3** — Vorträge und Reden, 2 Bde. Braunschweig 1884, zitiert HELMHOLTZ, Vorträge **1** u. **2**. — HERING, E.: Zur Lehre vom Lichtsinn. Sechs Mitteilungen an die Kais. Akad. d. Wiss. in Wien (naturw. Kl.) 1872–1874; zitiert HERING: Mitteilungen — Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn (1905 bis 1920), zitiert HERING: Lichtsinn. — KATZ, D.: Die Erscheinungsweisen der Farben usw. Z. Psychol. Erg.-Bd., 7 (1911), zitiert KATZ: Erscheinungsweisen. — BÜHLER, K.: Handb. der Psychologie, I. Tl, H. 1: Die Erscheinungsweisen der Farben. Jena 1922, zitiert BÜHLER: Handbuch.

Diese, noch heute weit verbreitete Denkgewohnheit wurzelt indessen in bestimmten und sehr allgemeinen Voraussetzungen über die Struktur und den Aufbau unserer Wahrnehmungswelt, in Motiven, die gerade einer voraussetzungslosen Beschreibung und Klärung der Tatsachen vielfach im Wege stehen. Wie die Tatsachen und Probleme heute liegen, dürfte es weder sachlich noch genetisch möglich sein, „niedere“ und „höhere“ Wahrnehmungsleistungen, „Physiologisches“ und „Psychologisches“ in jenem herkömmlichen Sinne zu trennen. Gewiß hat es einen guten Sinn, von mehr elementaren und mehr verwickelten Vorgängen zu sprechen, aber man muß dieser Unterscheidung eine von der traditionellen Auffassung abweichende Bedeutung verleihen, wenn sie das Verständnis der Tatsachen wirklich fördern soll. Ein solcher Bedeutungswandel der Begriffe „elementar“ und „komplex“ erfolgt nun seit geraumer Zeit sowohl innerhalb der normalpsychologischen (insbesondere der entwicklungspsychologischen) wie auch innerhalb der psychopathologischen Erforschung unserer Wahrnehmungswelt; aber er greift weit über die Grenzen dieses Wissensgebietes hinaus und reicht bis in die Behandlung bestimmter erkenntnistheoretischer und allgemein-philosophischer Fragen.

Das Problem der „Farbenkonstanz der Sehdinge“, das nur ein Spezialproblem der umfassenderen Frage nach der sog. Konstanz unserer Wahrnehmungswelt bildet, hat recht verschiedene Phasen durchgemacht. Aber in allen Phasen spielte die dualistische Trennung „elementarer“ und „höherer“ Vorgänge eine wesentliche und für jede Phase charakteristische Rolle: Je nachdem wie man diesen Dualismus näher auslegte und begrifflich faßte, deutete man auch die konkreten Wahrnehmungstatsachen bald in einem mehr „physiologischen“, bald in einem mehr „psychologischen“ Sinne.

Darum aber ist für das Verständnis des wichtigen Tatsachenmaterials ein Einblick in die *Entwicklung unseres Problems* erforderlich, und darum soll die vorliegende Bearbeitung der „Farbenkonstanz“ in wesentlich *problemgeschichtlicher Form* erfolgen. Nur so wird es klar, wie sehr hier der Streit um die Deutung konkreter Beobachtungen und Versuche ein Streit um Grundsätzliches, um Prinzipienfragen der Wahrnehmungslehre ist. — Im übrigen spricht für die Wahl einer entwicklungsgeschichtlichen Darstellung nicht zum geringen Teil auch das Gefühl, daß man das Verdienst des einzelnen Forschers um die Sache nur dann zutreffend würdigen kann, wenn man sich die Problemlage zur Zeit der Entstehung einer Untersuchung vor Augen hält.

Angesichts der Aufgaben und Ziele dieses Handbuches wie auch angesichts des mir zur Bearbeitung zuerteilten Gebietes konnten freilich weitaus nicht alle Fragen behandelt werden, die in Verbindung mit unserem Problem stehen. *Im Mittelpunkt unserer Darlegungen steht die Grundfrage nach den Beziehungen zwischen „Beleuchtung“ und „Farbe“.* Die sog. „Erscheinungsweisen“ der Farben im engeren Sinne — ein Problem, das im Grenzgebiet zwischen Raum und Farbe liegt — wurden nur soweit erörtert, als sie zum Verständnis der auf jene Grundfrage sich beziehenden Tatsachen nötig sind. Fragen der Gemäldeoptik und kunstgeschichtliche Probleme blieben ganz unberücksichtigt¹.

¹ Neuerdings wurden diese Fragen besonders von K. BÜHLER behandelt (Handbuch, S. 183—209). Zur Ergänzung der dort S. 194f. angegebenen Literatur seien genannt: KATZ, D., Experimentelle Psychologie und Gemäldekunst. Ber. üb. d. 5. Kongreß f. experim. Psychol., hrsg. von SCHUMANN. Leipzig, 1912; Psychologisches zur Frage der Farbengebung. Ber. üb. d. 1. Kongreß für Ästhetik und allgem. Kunstwissenschaft. Stuttgart, 1914, S. 314—321. — MARZYNSKI, G., Studien zur zentralen Transformation der Farben. Z. Psychol. **87**, 69ff. (1921); Zwei Darstellungsprobleme der bildenden Kunst, ZS. f. Ästhetik und allg. Kunstwissenschaft., **15**, 353ff (1921).

Verschiedene (unveröffentlichte) Versuche, die ich selbst während einer längeren, aber vielfach unterbrochenen Beschäftigung mit dem Konstanzproblem durchführte oder durchführen ließ, sind an geeigneten Stellen mit verarbeitet worden. Alle wichtigen fremden Befunde habe ich natürlich aus eigener Anschauung kennenzulernen gesucht.

I. Das Problem und seine Bedeutung.

Wir zögern im allgemeinen nicht, ein Blatt Papier, das bei gewöhnlichem Tageslicht weiß erscheint, auch in sehr schwacher Beleuchtung, z. B. im Vollmondschein, als „weiß“ anzuerkennen; und wir sehen ein Stück Samt, das bei bewölktem Himmel schwarz aussieht, auch im hellen Sonnenschein „schwarz“. Dasselbe Blatt Papier erscheint auch im grünlichen Schatten eines Laubdaches „weiß“, ebenso auch im Scheine einer der gebräuchlichen künstlichen Lichtquellen, die alle mehr oder weniger buntfarbiges Licht geben. An *farbigen* Gegenständen können wir unter Umständen analoge Beobachtungen machen, wenn auch in geringerem Umfange und in weniger prägnanter Form; so z. B. wird ein bei Tageslicht blau aussehendes Papier auch im rötlichgelben Lichte einer Gasflamme annähernd „blau“ gesehen.

Solche Beobachtungen zeigen, daß ausgiebige Änderungen der Beleuchtungsstärke und innerhalb gewisser Grenzen auch Änderungen der Beleuchtungsfarbe keinen wesentlichen Einfluß auf unser alltägliches Farbensehen ausüben. Und gerade *diese Tatsache wird zum Problem*, wenn man überlegt, wie mit jedem Wechsel der Beleuchtung auch die Strahlungen wechseln, die die Außendinge unserem Auge zureflektieren, und wie dadurch mit jeder Beleuchtungsänderung eine Veränderung in den Belichtungsverhältnissen der Netzhaut hervorgerufen wird.

Liegen (mattes) weißes Papier und schwarzer Samt, beide in unbunter und gleich starker Beleuchtung vor uns, dann läßt sich das verschiedene *Aussehen* dieser beiden Gegenstände in einen *festen und eindeutigen Zusammenhang* bringen mit den vorhandenen *physikalischen* und *retinalen Reizverhältnissen*. Wir können dann sagen: das Papier erscheint weiß und der Samt schwarz, weil jenes einen sehr großen, dieses aber im Verhältnis nur einen minimalen Bruchteil des auffallenden Lichtes nach unserem Auge zurückwirft, weil demnach die retinale Belichtung durch das Papier intensiver ist als die durch den Samt. Bringen wir aber das Papier unter sehr schwache Beleuchtung (Vollmondschein) und den Samt unter sehr starke (Sonnenschein), dann kehren sich infolge der ungeheuren Ungleichheit der Beleuchtungsstärke¹ die physikalischen und retinalen Reizverhältnisse um: das Licht, das jetzt vom weißen Papier ausgeht und in das Auge gelangt, ist physikalisch außerordentlich viel schwächer als dasjenige, welches vom Samt aus das Auge trifft. Trotz alledem bleibt für uns das Papier auch im Vollmondschein „weiß“, und der Samt auch im Sonnenschein „schwarz“. Wäre also das Weiß und das Schwarz einfach durch die Intensität der nach dem Auge zurückgeworfenen Strahlungen und die der Netzhautbelichtung bestimmt, so müßte der (schwarze) Samt im Sonnenschein blendend weiß und das (weiße) Papier im Vollmondschein tiefschwarz erscheinen.

Die an dem weißen Papier und dem schwarzen Samt aufgezeigten Tatsachen sind Beispiele dafür, daß die *tonfreien* Farben der Sehdinge — das Weiß, das

¹ Nach Messungen von WOLLASTON hat sich ergeben, daß die Sonnenbeleuchtung 800000mal stärker ist als die hellste Vollmondbeleuchtung. (Zitiert nach HELMHOLTZ: Vorträge 2, 110.)

Grau, das Schwarz¹ — weitgehend unabhängig bleiben von einem Wechsel der *Intensität*, d. h. von einem *quantitativen* Wechsel der Beleuchtung.

Gewiß nicht weniger problematisch ist die Tatsache, daß wir weißes Papier auch unter einem grünen Laubdache „weiß“ sehen, da das Papier jetzt ein Strahlungsgemisch unserem Auge zureflektiert wie ein Papier, das unter freiem Himmel grün aussieht. Und nicht weniger merkwürdig ist es, wenn ein bestimmtes, bei Tageslicht blau erscheinendes Papier auch im Lichte einer Gasflamme als annähernd „blau“ erkannt wird, da jetzt vom Papier eine Strahlung ausgeht, die wir bei Tage nicht blau, sondern braun sehen.

Solche Beobachtungen sind Beispiele dafür, daß die Farben der *Schdinge* innerhalb bestimmter Grenzen auch relativ unabhängig bleiben können von dem Wechsel der *Farbe*, d. h. von einem *qualitativen* Wechsel der Beleuchtung.

Unser alltägliches Farbensehen erfolgt also für gewöhnlich ganz anders, als man es nach den stattfindenden Schwankungen der Beleuchtung denken könnte. Ausgehend von der Voraussetzung, daß das farbige Aussehen eines Objektes in erster Linie durch die Beschaffenheit des von der Körperoberfläche ausgeschickten Lichtes bestimmt wird, neigt man dazu, jede Diskrepanz zwischen einem einwirkenden Lichtreiz und dem ihm entsprechenden Farbeindruck zunächst als etwas Merkwürdiges oder als eine „Störung“ (HILLEBRAND) der eindeutigen Zuordnung zwischen „Reiz“ und „Farbenreaktion“ zu betrachten. Solche Diskrepanzen, und zum Teil von überraschend großem Ausmaße, zeigten die vorhin herangezogenen Beispiele aus unserem alltäglichen Farbensehen. Dabei wiesen sie alle in eine gemeinsame Richtung: Trotz der mit dem Beleuchtungswechsel einhergehenden Veränderung der dem Auge zureflektierten Strahlungen erscheinen die Objekte in mehr oder weniger *konstanten, invarianten* Farben.

E. HERING hat das uns hier beschäftigende Problem- und Tatsachengebiet als „*angenäherte Farbenkonstanz der Schdinge*“ bezeichnet, und er hat zuerst mit Nachdruck betont, daß es sich dabei nicht um gelegentliche Ausnahmen oder um irgendwelche Wahrnehmungsillusionen handelt, sondern um Tatsachen, die zu den „merkwürdigsten und wichtigsten im Gebiet der physiologischen Optik“ gehören. Und indem HERING die Farbenkonstanz² unter allgemeine biologische Gesichtspunkte rückt, erblickt er in ihr den Effekt einer lebenswichtigen Reaktionsweise unseres Organismus; er weist darauf hin, daß es für uns viel wichtiger sei, an der Körperfarbe zu sehen, daß ein Gegenstand bei einem Wechsel der Beleuchtung ein und derselbe geblieben ist, als die Beschaffenheit des vom Gegenstande ausgeschickten Lichtes zu erkennen. Denn es handle sich beim gewöhnlichen Sehen nicht um ein Schauen der Strahlungen als solcher, sondern um das durch diese Strahlungen vermittelte Schauen der Außendinge; „das Auge hat uns nicht über die jeweilige Intensität oder Qualität des von den Außendingen kommenden Lichtes, sondern über diese Dinge selbst zu unterrichten“ (Lichtsinn, S. 13). Wenn nun aber zufälliger Beleuchtungswechsel die Wirkung hätte, daß unsere Umweltdinge entsprechend dem mannigfachen Wechsel der Beleuchtung ihr farbiges Aussehen fortwährend ändern würden, dann wäre unsere Orientierung, die zu einem nicht geringen Teil auf Grund der Farben der Dinge erfolgt, in hohem Maße erschwert. Würde doch, sagt HERING, ein „Stück Kreide an einem trüben Tage dieselbe Farbe zeigen wie ein Stück Kohle an einem sonnigen Tage, und im Laufe eines Tages würde es alle möglichen zwischen schwarz und weiß liegenden Farben annehmen müssen. Ebenso würde eine unter grünem Laubdache

¹ Wir bezeichnen die vom Weiß durch die grauen Farben zum Schwarz laufende Farbenreihe mit HERING als die Reihe der „tonfreien“ Farben.

² Im folgenden sprechen wir der Kürze halber einfach von Farbenkonstanz, ohne jedes Beiwort.

gesehene weiße Blume dieselbe Farbe zeigen wie ein grünes Baumblatt unter freiem Himmel, und ein bei Tageslicht weißer Zwirnknauel müßte bei Gaslicht die Farbe einer Orange zeigen“ (Lichtsinn, S. 16).

Wie HERING die bei der Farbenkonstanz zutage tretende „Diskrepanz“ zwischen „Reiz“ und „Farbenreaktion“ zu erklären versucht hat, werden wir erst später darzulegen haben. Aber wir wollen schon hier auf einige Beobachtungen und Versuche von ihm hinweisen, die zum Ausgangspunkt der späteren und methodisch strengen Erforschung der Farbenkonstanz wurden.

Zwei Beispiele von HERING für die relative Unabhängigkeit tonfreier Farben von der Intensität der Beleuchtung. — HERING bringt folgenden, „besonders belehrenden“ Versuch:

„Stelle ich mich mit dem Rücken an ein Fenster, halte vor mich ein Stück matten, dunkelgrauen Papiers in vertikaler Lage und betrachte mit beiden Augen abwechselnd dieses Papier und die dahinterliegende weißgetünchte Zimmerwand, so erscheint mir letztere weiß, ersteres dunkelgrau, obwohl es wegen seiner günstigeren Beleuchtung viel lichtstärker ist, als die Wand.“ (Lichtsinn, S. 10.)

Wer schlicht und ohne gedankliche Zutat zu beobachten weiß, wird die Angabe HERINGS in bezug auf den wesentlichen Punkt bestätigen. Man wird zwar finden, daß das dunkelgraue Papier in der Nähe des Fensters „eindringlicher“, „lebhafter“, ja geradezu „heller“ ist als die Wand im Hintergrunde, die „matter“ und geradezu „dunkler“ erscheint, aber daneben wird man entschieden den Eindruck behalten, daß die Grundqualität, also gewissermaßen die „Substanz der Farbe“ (STUMPF) bei dem Papier „dunkelgrau“, bei der Wand aber „weiß“ ist.

Wenn wir nach HERING zwei ganz gleiche weiße Papiere in zureichend verschiedener Entfernung vom Fenster hintereinander anbringen, so sehen wir das vom Fenster weiter abliegende und deshalb physikalisch viel lichtschwächere Papier nicht etwa dunkelgrau oder schwarz, sondern wir sehen *beide* Papiere „weiß“. Gewiß fällt auch hier eine unverkennbare Verschiedenheit zwischen den Farbeindrücken auf: das weiße Papier in der Nähe des Fensters erscheint viel „lichter“ als das andere, aber im gewöhnlichen Leben pflegen wir diese Verschiedenheit im Eindruck *nicht den Oberflächen der Papiere, sondern der Beleuchtung* zuzuschreiben; wir sprechen davon, daß von den beiden „weißen“ Papieren das eine stärker oder besser, das andere schwächer oder schlechter „beleuchtet“ ist. Schon HELMHOLTZ wies darauf hin, daß wir „fortdauernd die Neigung haben zu trennen, was in der Farbe oder dem Aussehen eines Körpers von der Beleuchtung und was von der Eigentümlichkeit des Körpers selbst herrührt“ (Optik 2, 110).

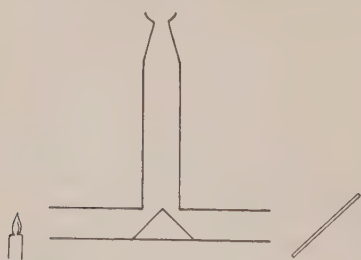


Abb. 202. HERINGS Photometerversuch.

HERINGS Photometerversuch als Beispiel für die relative Unabhängigkeit bunter Farben von der Qualität der Beleuchtung. Wir führen diesen Versuch wörtlich an, ohne schon an dieser Stelle die Bedenken zu erörtern, die besonders in neuester Zeit gegen ihn erhoben worden sind.

„Die eine Kathetenfläche (Abb. 202) des rechtwinkligen Holzprismas in einem BOUGUERSchen Photometer bedecke ich mit einem ganz ebenen, nicht glänzenden braunen, die andere mit einem ebensolchen ultramarinblauen Papier, welche beide sorgfältig für den Versuch ausgesucht worden sind. Das braune

Papier beleuchte ich mittels eines Spiegels durch das Licht der weißen Himmelsfläche, das andere durch eine gewöhnliche Gasflamme oder eine Edisonlampe. . . . Durch das vertikale Rohr des Photometers betrachtet, erscheint bei passend gewählter Intensität des künstlichen Lichtes das ‚blaue‘ Papier genau ebenso wie das ‚braune‘, d. h. ebenfalls braun, weil in

solehem Lichte die blauwirkenden Strahlen von den gelbwirkenden völlig übertönt werden. Schließe ich aber die Fensterladen, beleuchte das ganze Zimmer mit Gas- oder Edisonlampen und nehme beide Papiere aus dem Apparat, so erscheint mir sofort das ‚blaue‘ Papier, obwohl es nach wie vor von demselben künstlichen Lichte beleuchtet ist und noch immer dasselbe Strahlungsgemisch in mein Auge schickt, nicht mehr braun, sondern wieder blau, wie bei Tagesbeleuchtung, wenngleich dunkler, während das ‚braune‘ Papier nach wie vor braun aussieht. Hierbei ist ganz gleichgültig, ob der Beobachter die ‚wirkliche‘ Farbe der Papiere kennt oder nicht.“ (Lichtsinn, S. 15.)

HERING bemerkt, dieser Versuch habe alle, denen er vorgeführt wurde, „in hohem Grade überrascht“. Er überrascht uns in der Tat, selbst wenn wir ihn schon in Erwartung des Effektes nachmachen. Das Überraschende kommt aber bei diesem und bei vielen ähnlichen Versuchen daher, daß wir direkt *vergleichend* feststellen, wie verschieden ein und dasselbe Licht aussehen kann, wenn wir es abwechselnd einmal unter besonderen Versuchsbedingungen, etwa im Rohre des Photometers, ein anderes Mal unter Bedingungen betrachten, wie sie im gewöhnlichen Leben vorherrschen. Unter den Verhältnissen des alltäglichen Farbensehens könnten wir uns kaum zum Bewußtsein bringen, daß jenes blaue Papier, im Gaslichte besehen, objektiv das gleiche Strahlungsgemisch aussendet wie jenes braune im Tageslicht. Wollen wir uns daher das gegenseitige Verhältnis der Strahlungen, die zwei unter verschiedener Beleuchtung stehende Gegenstände aussenden, zur Anschauung bringen, so bedürfen wir meistens besonderer Methoden und Vorrichtungen.

Der Lochschirm. Zu den einfachsten der in Frage kommenden experimentellen Vorrichtungen gehört der Lochschirm. Will man z. B. in dem herangezogenen Beispiel von HERING das dunkelgraue Papier in der Nähe des Fensters und die weiße Wand im Hintergrunde so sehen, wie es dem objektiven Lichtstärkenverhältnis beider Gegenstände entspricht, so kann man das erreichen, wenn man zwei kleine, scharfrandige Löcher in einen Papierschirm schneidet und diesen in passendem Abstände vom Auge so vor sich hält, daß das eine Loch von der Strahlung des Papieres, das andere von der Strahlung der Wand vollständig und gleichförmig ausgefüllt wird. Durch den Lochschirm wird an den physikalischen Strahlungen der beiden Gegenstände natürlich nichts geändert, aber die „Lochfarben“, die auf diese Weise entstehen, haben ein ganz anderes Aussehen als die Oberflächen der beiden Objekte, wenn wir diese direkt betrachten. Und die Lochfarben entsprechen tatsächlich den physikalischen Reizverhältnissen in dem Sinne, daß jene Lochfarbe heller und weißlicher ist, welche durch die physikalisch intensivere Strahlung hervorgerufen wird. Sucht man das dunkelgraue Papier so aus, daß es, in passender Entfernung vom Fenster aufgestellt, quantitativ und qualitativ das gleiche Licht dem Auge zureflektiert wie die weiße Wand im Hintergrunde, dann erscheinen beide Lochfarben gleich¹. Sobald man aber den Lochschirm entfernt und zur schlichten Betrachtung der Dinge zurückkehrt, sieht man das Papier „dunkelgrau“, die Wand aber „weiß“.

Das Sehen mit und ohne Lochschirm. Es muß indessen ausdrücklich betont werden, daß wir unter bestimmten Umständen *auch ohne Lochschirm* das dunkelgraue Papier in der Nähe des Fensters und die weiße Wand im Hintergrunde vergleichsweise so sehen können, wie es den physikalischen Reizverhältnissen entspricht. (Das Analoge gilt von den anderen Beispielen.) Allerdings bedarf es dazu eines eigentümlichen, mehr wirklichkeitsfremden Verhaltens, das wir als „Einstellung auf reine Optik“ bezeichnen möchten: wir müssen die Farbe des Papieres und die der Wand „kritisch“ (KATZ) — im Gegensatz zu der natürlichen, objektzugewandten Weise — betrachten, d. h. wir müssen uns, wie W. KÖHLER

¹ Von dem Kontrast, den *beide* Lochfarben in *gleichem* Ausmaße seitens des Lochschirmes erfahren, sehen wir im Augenblicke ab.

gelegentlich bemerkte, gleichsam „von der Gegenständlichkeit der Körperoberflächen loslösen und sie zu einer Art von Lichtflächen degradieren“. Manchen gelingt dieses Verhalten relativ leicht, besonders Personen, die eine gewisse Fertigkeit im Malen haben; sie müssen ja zur Darstellung eines schwach beleuchteten Weiß (etwa der weißgetünchten Wand im Hintergrunde) dunkelgraue Farbe verwenden. Wer nun die gemeinte Schweise realisiert, sieht zwar die Farbe des Papiers und die der Wand entsprechend dem Verhältnis der einfallenden Strahlungsintensitäten, er sieht aber nicht „wirkliche Körper“ (Papier, Wand) von bestimmter, fester Farbe in verschiedenen „Beleuchtungen“, sondern „Farbflächen“, die gewöhnlich in die gleiche, wenn auch nur fingierte Ebene lokalisiert erscheinen; der Betreffende hat auch kein deutliches Bewußtsein von einer Beleuchtungsverschiedenheit im Sehraume. Von einer Farbenkonstanz kann dann natürlich nicht mehr gesprochen werden. Aber bei der unbefangenen Betrachtung des Papiers und der Wand sehen wir im Sinne der Farbenkonstanz, d. h. also das Papier „dunkelgrau“, wenn auch „lebhafter“ und die Wand „weiß“, wenn auch „matter“. Wir erhalten dabei auch ein unmittelbares Bewußtsein von den im Raum herrschenden Beleuchtungsverhältnissen.

Das objektzugewandte, man kann sagen „naive“ Sehen im Sinne der Farbenkonstanz und jene andere Farbenreaktion, die etwa beim Betrachten von Lochfarben oder bei der beschriebenen künstlichen Verhaltensweise auftritt, sind *Extreme*. Zwischen ihnen können mannigfache, in deskriptiver Hinsicht eigentümliche Übergänge vorkommen, je nach den äußeren Bedingungen und den inneren Verhaltensweisen des Beobachters. Und das muß man, wie wir schon hier hervorheben möchten, auch bei der experimentellen Erforschung der uns hier beschäftigenden Tatsachen streng beachten. Mitunter nämlich können geringfügige Veränderungen der äußeren Versuchsumstände oder Änderungen der inneren Verhaltensweise Beobachtungseffekte verursachen, die von den Feststellungen anderer Forscher mehr oder weniger stark abweichen. In solchen Fällen muß man sich sowohl vor einer Verallgemeinerung der eigenen wie auch vor einer Widerlegung fremder Befunde hüten: die Differenzen liegen vielfach an den verschiedenen Beobachtungsbedingungen, die wesensverschiedene und daher miteinander nicht ohne weiteres vergleichbare Reaktionsweisen hervorufen.

Besonders interessant und theoretisch wichtig sind jene, im praktischen Leben nicht allzu seltenen Fälle, in denen man bei ein und denselben objektiven Lichtverhältnissen verschiedene Eindrücke erhält, z. B. bald den Eindruck eines *schwach* beleuchteten *weißen* Gegenstandes, bald den eines *schwarzen* Gegenstandes in entsprechend *stärkerer* Beleuchtung. Hier sind beide Eindrücke gewissermaßen gleich „wirklichkeitsgemäß“ und „sinnvoll“: was der *Gegenstand* an Weißlichkeit *gewinnt* (verliert), *verliert* (gewinnt) die *Beleuchtung* an Helligkeit. Eine hierhergehörende Beobachtung beschreibt HERING bei seinem bekannten

Fleckschattenversuch. „Hänge ich z. B. an einem Kokonfaden ein Papierschnitzel so auf, daß es mittels einer passend angebrachten kleinen Glühlampe einen schwachen Schatten auf mein Schreibpapier wirft, so sehe ich den Schatten als ein zufällig auf dem Weiß liegendes Dunkel. Ziehe ich aber um den Kernschatten einen breiten schwarzen Strich, der den Halbschatten vollkommen deckt, so sehe ich innerhalb des schwarzen Umrisses eine graue Stelle genau so, wie wenn hier das weiße Papier mit Tusche grau gefärbt oder ein Stück grauen Papiers mit schwarzem Rande auf das weiße Papier geklebt wäre. Durch die Verdeckung des Halbschattens hat die dunklere Stelle ein wesentliches Kennzeichnen des Schattens verloren. Verschiebe ich nun entweder das schattenwerfende Schnitzel

oder das Papier ein wenig, so verschiebt sich entsprechend der Schatten etwas gegen die schwarze Umrandung, und dieselbe Stelle, die mir eben noch als ein graufarbiger Fleck erschien, gibt mir sofort wieder den Eindruck eines beschatteten Weiß“ (Lichtsinn, S. 8). Man muß das Umschlagen des Eindruckes, welches HERING beschreibt, selbst erlebt haben, um genau zu wissen, wodurch sich die eine Sehweise von der anderen unterscheidet; es ist nicht immer leicht, eine zutreffende Beschreibung zu geben.

Zum historischen Verständnis des Farbenkonstanzproblems. Im Anschluß an den Fleckschattenversuch von HERING möchten wir nun folgende, zunächst vielleicht befremdlich wirkende Frage aufwerfen: welche von beiden Schweisen ist die „kompliziertere“ und welche ist die mehr „elementare“, — die Schattenauffassung oder die Fleckauffassung? Die unbefangene Betrachtung bietet uns gewiß keine Anhaltspunkte zur Beantwortung dieser Frage; sie belehrt uns nur, daß eine beschattete Stelle eines ebenen weißen Papieres wesentlich *anders* erscheint als ein grauer Fleck auf ihm, der objektiv genau die gleiche Strahlung aussendet. Und wenn wir mit der analogen Frage an die früheren Beispiele aus dem gewöhnlichen Leben herangehen, etwa an das Beispiel mit dem dunkelgrauen Papier am Fenster und der weißgetünchten Wand im Hintergrunde, so lehrt uns, wie wir schon sahen, die Beobachtung, daß es natürlicher ist, die Farbe der Wand als „relativ schwach beleuchtetes Weiß“ zu sehen, nicht aber als „eine dunkle Lichtfläche“. Trotzdem — und damit kommen wir zum eigentlichen Kern unserer Frage — vertrat man von Anfang an und vertritt heute noch vielfach die Meinung, daß das Sehen der Wand als „dunkle Lichtfläche“ einer mehr elementaren, ursprünglichen Farbenreaktion entspräche, daß dagegen der Eindruck eines „mit Dunkelheit verhüllten Weiß“ bei all seiner scheinbaren Natürlichkeit auf Grund einer höheren und verwickelteren Gesetzmäßigkeit zustande komme. Man glaubte, daß gerade hier, bei dem „mit Dunkel verhüllten Weiß“, „zentrale Faktoren empirischen Ursprungs“ im Spiele seien, und man deutete die betreffende Sehweise als das Produkt einer nachträglichen „Verarbeitung“ oder „Abänderung“ eines genetisch primären und einfacheren Farbensehens. Wie diese Auffassung in den verschiedenen Phasen unseres Problems im einzelnen begründet wurde, werden unsere weiteren Darlegungen zu zeigen haben. Der allgemeine, man kann sagen wahrnehmungsphilosophische Gesichtspunkt aber, der dabei maßgebend war, ist sicher folgender: Man dachte (und denkt vielfach auch heute so), daß eine Funktionsweise unseres Sehapparates dann elementar, d. h. genetisch und sachlich primär ist, wenn sie, etwa analog zu der Funktionsweise einer photographischen Kamera, in konstant-eindeutiger Weise von den einwirkenden Lichtreizen bestimmt wird. Darum hielt man es für nicht weiter problematisch, daß von zwei gleich stark beleuchteten Papieren dasjenige weißlicher erscheint, das eine größere Lichtmenge dem Auge zureflektiert. Dagegen glaubte man, daß höhere, dem elementaren Geschehen sich überordnende Vorgänge im Spiele seien, wenn ein Gegenstand seine „weiße“ Farbe, „die er wirklich hat“, behält, obwohl er infolge veränderter Beleuchtungsverhältnisse eine geringere Lichtmenge ins Auge sendet als andere Gegenstände, die trotz günstigerer Beleuchtungsverhältnisse „schwarz“ erscheinen.

Wir gehen gleich dazu über, die theoretischen Annahmen klarzulegen, die einerseits HELMHOLTZ und — in abgeänderter Form — J. v. KRIES, und die andererseits HERING bei der Behandlung unseres Problems entwickelt haben. Sowohl HELMHOLTZ wie auch HERING gehen bei ihren Beobachtungen und theoretischen Betrachtungen von allgemeineren — teils verschiedenen, teils gemeinsamen — Voraussetzungen aus, welche die Behandlung des Farbenkonstanzproblems in stärkstem Maße beeinflußt haben. So ist nur unter Be-

rücksichtigung der prinzipiellen Gedanken, die HELMHOLTZS und HERINGS Fragestellungen und Theorien beherrschen, auch ein wirkliches Verständnis zu gewinnen für die Wandlungen unseres Problems, die auf HERING folgten.

II. HELMHOLTZ, VON KRIES und HERING.

1. HELMHOLTZ und J. v. KRIES.

Den Gedanken HERINGS, daß es sich im gewöhnlichen Leben nicht um ein wirklichkeitsfremdes, subjektivistisches Schauen der Sehqualitäten als solcher, sondern um ein praktisch orientiertes Erkennen der Dinge mit ihren wesentlichen Eigenschaften handelt, hat auch HELMHOLTZ verschiedentlich ausgesprochen. So sagt er (Optik 2, 243), daß die Farben „ihre wichtigste Bedeutung für uns haben, insofern sie Eigenschaften der Körper sind und als Erkennungszeichen der Körper benutzt werden können“. Ähnlich erklärt er (Vorträge 1, 290): „Was uns . . . beim Sehen hauptsächlich interessiert, ist die uns umgebenden Körper zu erkennen und wiederzuerkennen.“ An derselben Stelle behauptet er sogar, es sei uns „*viel schwerer*“ zu erkennen, daß ein schwarzer, stark beleuchteter Körper unter Umständen Licht von genau derselben Qualität und Intensität zurückwirft wie ein beschatteter weißer, „als zu erkennen, daß die Körperfarbe eines beschatteten weißen Papieres dieselbe ist wie die eines daneben liegenden sonnenbeleuchteten derselben Art“.

Dem offenen Tatsachensinn von HELMHOLTZ konnten solche Beobachtungen nicht entgehen, aber das darf nicht glauben machen, er habe das Wiedererkennen der Körperfarben bei einem Wechsel der Beleuchtung auf eine elementare Reaktionsform des Organismus zurückführen wollen. Ganz im Gegenteil: die Tatsache z. B., daß wir die Farbe eines beschatteten weißen Papieres „als dieselbe“ erkennen wie die eines daneben liegenden, sonnenbeleuchteten derselben Art, begründet HELMHOLTZ — wie so vieles andere in der Wahrnehmungslehre — damit, daß es „oft recht schwer werden kann, zu beurteilen, was in unseren durch den Gesichtssinn gewonnenen Anschauungen unmittelbar durch die Empfindung, und was im Gegenteil durch Erfahrung und Einübung bedingt ist“ (Optik 3, 10). Den Sinn dieses Satzes, der in charakteristischer Weise zeigt, wie HELMHOLTZ das ganze Problem sah, kann man wiederum nur im Zusammenhang mit den ganz allgemeinen Voraussetzungen verstehen, die der Wahrnehmungslehre von HELMHOLTZ zugrunde liegen.

Seit früher Jugend an erkenntnistheoretischen Fragen interessiert, hat HELMHOLTZ seine „empiristische“ Wahrnehmungstheorie unter dem Einfluß bestimmter konstruktiv-philosophischer, in der Problemlage um die Mitte des 19. Jahrhunderts wurzelnden Gedanken entwickelt¹. Der *Hauptsatz* dieser empiristischen Lehre lautet: Unsere Sinnesempfindungen sind „Zeichen für die äußeren Dinge und Vorgänge, welche zu deuten wir durch Erfahrung und Übung erst lernen müssen“ (Vorträge 1, 298)². Als *Zeichen*, im Gegensatz zu „Abbildern“, haben die Empfindungen zwar keinerlei Ähnlichkeit mit den ihnen entsprechenden physikalischen Vorgängen, sie sind aber aufs strengste, und zwar Stück für Stück, den physikalischen Reizen zugeordnet. *Und solche Empfindungen sind für HELM-*

¹ Näheres bei BENNO ERDMANN: Die philosophischen Grundlagen von HELMHOLTZS Wahrnehmungstheorie. Abh. preuß. Akad. Wiss., Philos.-histor. Kl. 1921, Nr 1.

² In der Fassung, die ihm HELMHOLTZ in der „Physiologischen Optik“ (3, 433) gegeben hat, heißt der Hauptsatz: „Die Sinnesempfindungen sind für unser Bewußtsein Zeichen, deren Bedeutung verstehen zu lernen unserem Verstande überlassen ist.“ — Hier wird also, worauf schon B. ERDMANN hinwies, dem „Verstande“ zugeschrieben, was in der anderen Formulierung Sache der „Erfahrung“ sein soll.

HOLTZ *genetisch wie sachlich das Prius, sie sind vor der Wahrnehmung*. Die Wahrnehmungen aber sind nicht wie die Empfindungen (Perceptionen) ursprünglich, sondern sie stellen „höhere“ Prozesse dar und bestehen im erlernten Verständnis der Empfindungen. Die Gesichtswahrnehmungen z. B., wie jedes alltägliche Sehen, das auf die Gegenstände selbst gerichtet ist, beruhten auf einem erfahrungsmäßigen Verständnis, auf einer Art Interpretation der an sich völlig sinnfreien Lichtempfindungen¹.

Mit diesem konstruktiv unterbauten, insbesondere von JOH. MÜLLER übernommenen Dualismus von Empfindung und Wahrnehmung hat HELMHOLTZ sich und seinen Anhängern einen bestimmten Erklärungstypus für weite Gebiete der Farben- und Wahrnehmungslehre geschaffen².

Ganz im Einklang mit den Voraussetzungen seiner Wahrnehmungstheorie erklärt HELMHOLTZ unser Wiedererkennen der Körperfarben beim Wechsel der Beleuchtung dadurch, daß wir je nach der herrschenden Beleuchtung gleichsam einen verschiedenen Maßstab an unsere Lichtempfindungen anlegten und daß wir dadurch die Körperfarben „richtig“ beurteilten oder bemäßen. „Indem wir“, heißt es in der Optik 2, 243–244, „die gleichen farbigen Gegenstände unter . . . verschiedenen Beleuchtungen sehen, lernen wir uns trotz der Verschiedenheit der Beleuchtung eine richtige Vorstellung von den Körperfarben zu bilden, d. h. zu beurteilen, wie ein solcher Körper in weißer Beleuchtung aussehen würde, und weil uns nur die konstant bleibende Körperfarbe interessiert, werden wir uns der einzelnen Empfindungen, auf denen unser Urteil beruht, gar nicht bewußt“. So kann „ein graues Papierblatt im Sonnenschein heller aussehen als ein weißes, welches im Schatten liegt, während doch das erstere grau, das zweite weiß ‚erscheint‘, weil wir sehr gut wissen, daß das weiße Blatt, in den Sonnenschein gelegt, viel heller sein würde als das graue, welches zur Zeit darin sich befindet“ (Optik 2, 110).

Nach dieser Anschauung handelt es sich also bei den Erscheinungen der Farbenkonstanz *um das Produkt eines „unbewußten Einflusses des Urteils“*. Wird z. B. von einem schwach beleuchteten weißen Papier und einem stark beleuchteten schwarzen physikalisch das gleiche Strahlungsgemisch nach dem Auge zurückgeworfen, so ist nach HELMHOLTZ auch die *Empfindung*, die *Perception*, in beiden Fällen *gleich*, sie wird jedoch durch Übung und Erfahrung verschieden ausgelegt, d. h. man hat in den beiden Fällen verschiedene Vorstellungen oder Wahrnehmungen.

Noch heute findet diese Denkart, wenigstens in bezug auf ihre letzten Grundvoraussetzungen, bedeutende Anhänger, sowohl unter Erkenntnistheoretikern³

¹ Einen näheren Einblick in die Gedanken, die HELMHOLTZ über das Verhältnis von „Empfindung“ und „Wahrnehmung“ entwickelt hat, gewährt die vorhin angegebene Abhandlung von B. ERDMANN. Hier können wir nicht weiter darauf eingehen. Aber nur auf Grund einer *historischen* Behandlung dieser Frage sind die verschiedenen, vielfach auch sehr wenig präzisen Bestimmungen zu verstehen, durch die HELMHOLTZ die „Empfindung“ charakterisiert, namentlich an Stellen, wo er unter Empfindung nicht Bewußtseins Tatsachen, sondern „Empfindungen in physischer Beziehung“ meint, d. h. physiologische Vorgänge oder Erregungen.

² Man war öfters geneigt, HELMHOLTZs dualistische Trennung von Empfindung und Wahrnehmung in eine gewisse Analogie zu setzen zu der von KANT erkenntnistheoretisch systematisierten Scheidung von „Sinnlichkeit“ und „Verstand“. An dieser Analogiesetzung ist natürlich nur so viel richtig, als man auch in der Kantischen Lehre bestimmte psychologische Voraussetzungen nachweisen kann, die jenen konform sind, die in HELMHOLTZs Trennung von Empfindung und Wahrnehmung zum Ausdruck kommen. Wir verweisen auf E. R. JAENSCH: „Der Umbau der Wahrnehmungslehre und die Kantischen Weltanschauungen“ [Z. Psychol. 92, 1 ff. (1923)], ohne aber allen Ableitungen JAENSCHS im einzelnen zustimmen zu können.

³ Vgl. z. B. H. CORNELIUS: Grundlagen der Erkenntnistheorie, S. 201 f. München 1926.

wie auch unter Physiologen. J. v. KRIES (Allg. Sinnesphysiologie 1923, S. 132 ff.) gibt zwar ohne weiteres zu, das ein stark beleuchtetes schwarzes Papier den *Eindruck*: „schwarz“ und daß ein daneben liegendes beschattetes weißes, das objektiv das gleiche Lichtgemisch aussendet, den *Eindruck*: „weiß“ erweckt. Aber trotzdem hält er die *Empfindungen* in beiden Fällen für *gleich*. „Empfindung“ und „Eindruck von der Körperfarbe“ seien eben etwas sehr Verschiedenes, und sie könnten unter Umständen auseinanderfallen, da die Eindrücke, die wir von der Beschaffenheit gesehener Gegenstände erhalten, „in einer andersartigen und verwickelteren Weise zustande kämen“¹ als die Empfindungen. Nur hält es v. KRIES für unmöglich, die höheren Prozesse der Wahrnehmungen durch „unbewußte“ Urteile und Schlüsse zu erklären. Auch die Wahrnehmung sei „als das unmittelbare und zwingende Ergebnis physiologischer Vorgänge aufzufassen“ (S. 272); aber sie stelle das Ergebnis eines *zusammengesetzten* Vorganges dar, eines physiologischen Mechanismus, der sich aus zwei Teilen oder Phasen so zusammensetzt, daß die Verbindung dieser beiden Teile nicht fest fixiert ist, sondern eine etwa einer Weichenstellung vergleichbare Umschaltung zuläßt. „Bezeichnen wir“, heißt es (a. a. O. S. 133), „für den Augenblick diese Phasen mit *V* und *W*, so könnte also *V* das eine Mal mit *W*, ein anderes Mal zufolge einer solchen Umschaltung mit *W'* verknüpft sein. Die Gestaltung im *W* würde unseren Eindruck von der Beschaffenheit des Gegenstandes bestimmen. In den hier symbolisch mit *V* bezeichneten Vorgängen könnte man dagegen das Empfinden im strengen und engsten Sinne erblicken. Danach wäre dann zu sagen, daß das urteilende Wahrnehmen nicht eindeutig, sondern in einer veränderlichen, eine Umschaltung zulassenden Weise an das Empfinden geknüpft sei; damit ist namentlich die Möglichkeit gegeben, daß das Empfinden unverändert bleibt, und die urteilende Verknüpfung mit empirischen Begriffen zufolge von mancherlei Nebenumständen gewechselt wird.“

Man sieht, wie HELMHOLTZS Scheidung von Empfinden und Wahrnehmen bei v. KRIES im Gewande einer physiologischen Hypothese, der Umschaltungstheorie, zutage tritt; wie auch hier einzelne, streng reizbedingte und unverarbeitete Empfindungen den ursprünglichen Unterbau oder den Rohstoff bilden sollen für genetisch spätere, höhere Reaktionsformen des Organismus.

Allerdings findet man bei v. KRIES mitunter bemerkenswerte Einschränkungen seiner Grundanschauung von der Existenz primärer Empfindungen. So z. B. fährt er im unmittelbaren Anschluß an die vorausstehenden Auslassungen folgendermaßen fort: „Indessen muß man doch bedenken, daß diese Empfindungen nur mit Schwierigkeiten und unter besonderen Bedingungen beobachtbar sind. Sind wir also auch darüber nicht im Zweifel, daß sie bestehen, so sind sie doch nur in beschränktem Maße Gegenstand unseres Erkennens, Vergleichens oder einer begrifflichen Festhaltung.“ Ja, in einer Anmerkung hierzu erklärt v. KRIES, daß es nicht ganz einfacher Erwägungen wesentlich logischer Natur bedarf, um die Annahme des Bestehens solcher Empfindungen als notwendig zu erweisen. Hiernach könnte man glauben, es handle sich bei der Grundannahme der Existenz primärer Empfindungen mehr um ein logisches Postulat und nicht um eine Erfahrungstatsache; denn die unmittelbare Erfahrung liefert, wie v. KRIES selbst gesteht, Wahrnehmungen oder Eindrücke von der Gegenstandsbeschaffenheit². — In anderen Zusammenhängen (vgl. z. B. a. a. O. S. 272 und Optik 3, S. 490 ff.) wird die Existenz primärer Empfindungen deshalb als ganz sicher angenommen, weil wir in besonderen Fällen „aus dem psychologischen Tatbestand der Wahrnehmung durch eine analysierende Betrachtung ein reines Empfinden im strengen Sinne des Wortes, ein primäres Empfinden, absondern“ können. Hier wird also methodisch vorausgesetzt, daß das sog. analysierende Vorgehen ein sicheres Mittel ist, um zu dem ursprünglichen und elementaren Zustande des Sehens vorzudringen. Wie unberechtigt diese Voraussetzung ist, werden wir später sehen; das sog. analysierende Betrachten ist nur eine besondere Form der Wahrnehmung und kein Mittel zur Absonderung eines primären Empfindens.

¹ Von mir ausgezeichnet.

² Vgl. dazu auch die Bemerkungen von W. KÖHLER: Psychol. Forschg 8, 399 ff. (1926).

Wir wenden uns nun den theoretischen Darlegungen HERINGS zu, um dann zu prüfen, was den Theorien von HELMHOLTZ und HERING gemeinsam ist und was sie trennt.

2. HERING.

Auch HERING behauptet, daß „die Art, in welcher wir die Außendinge sehen, in zuweilen überwältigender Weise durch unsere Erfahrung mitbestimmt wird“; aber er findet, daß die Frage, wie denn eigentlich diese Erfahrung zustande kommt, von HELMHOLTZ nicht hinreichend gesehen, geschweige denn beantwortet worden sei. Er macht in diesem Punkte der HELMHOLTZschen Erklärung sogar den Vorwurf, sie bewege sich im Kreise. Die bekannte und viel behandelte Stelle lautet (Lichtsinn, S. 20): „Da wir . . . nur auf Grund der Farben, in welchen wir die Dinge sehen, zur Kenntnis der Beleuchtung . . . als des angeblichen Maßstabes unserer Abschätzungen kommen könnten, andererseits aber eben diese Farben erst das Ergebnis dieser Abschätzungen sein sollen, so bewegt sich die soeben geschilderte Auffassung (gemeint: die HELMHOLTZsche Theorie) in einem unfruchtbaren Zirkel.“ — Lassen wir einstweilen dahingestellt, ob dieser Vorwurf des Zirkels die HELMHOLTZsche Auffassung ohne weiteres trifft (vgl. später S. 608), und fassen wir zunächst die Grundgedanken HERINGS ins Auge.

HERING behandelt die Erscheinungen der Farbenkonstanz von *genetischem* Gesichtspunkte, und zwar im Zusammenhange mit der Entwicklung des Individuums. Er sucht zu zeigen, daß Erfahrungen über beleuchtungsbeständige, invariante Farben gar nicht zustande kämen, wenn es nicht angeborene Einrichtungen des Sehorgans gäbe, die „schon beim Erwerb dieser Erfahrungen in Funktion [wären] und diese Erfahrungen erst mitermöglichten“. Mit andern Worten: Das Entstehen der Farbenkonstanz wäre unverständlich, wenn sie nicht schon durch ursprüngliche Einrichtungen des Sehorganes — bis zu einem gewissen Grade wenigstens — vorgegeben wäre. Deshalb betrachtet HERING, im Gegensatz zu HELMHOLTZ und zu v. KRIES, die Farbenkonstanz *in erster Linie für den Effekt einer elementaren und ursprünglichen Reaktionsform des Organismus*.

HERINGS *physiologische Regulierungsvorrichtungen*. Es existieren nach HERING bestimmte angeborene physiologische Anpassungsvorrichtungen des Sehorganes, die den Einfluß des Beleuchtungswechsels auf unser Farbensehen in biologisch angemessener Weise eliminieren oder ausgleichen. In der Tat vermag sowohl das äußere wie auch das „innere“ Auge¹ in bestimmtem Maße sich an die im Gesichtsfelde herrschende Beleuchtung anzupassen. Eine solche *Anpassungsvorrichtung des äußeren Auges* an die *Stärke* der Beleuchtung besteht in der Veränderung der *Pupille*: Die Pupille vergrößert sich, wenn die Beleuchtungsstärke abnimmt, und sie verkleinert sich, wenn die Stärke der Beleuchtung zunimmt. Vermöge derartiger Größenänderungen der Pupille ändert sich die Belichtungsstärke der Netzhaut innerhalb engerer Grenzen als die Beleuchtungsintensität im Gesichtsfelde, und so wird die Wirkung der quantitativen Beleuchtungsänderung auf unser Sehen teilweise ausgeglichen. Allein dieser Ausgleich ist, wie HERING selbst betont, nicht entfernt so ausgiebig, daß sich schon hieraus die Konstanz der tonfreien Körperfarben erklären ließe. Daher ist das *wesentlichere Mittel*, die Farben der Sehdinge annähernd konstant zu erhalten, nach HERING die *Anpassung des inneren Auges*. Diese Anpassung erfolgt sowohl an die Intensität wie auch an die Qualität der allgemeinen Beleuchtung, und sie geht nach HERING in doppelter Weise vor sich: Durch *Simultankontrast* (Simultananpassung) und *Adaptation* (Sukzessivanpassung). Der

¹ Wir verstehen unter „inneres Auge“ mit HERING den gesamten nervösen Apparat von der Netzhaut bis zur Sehpäpille.

Kontrast bewirkt, daß das farbige Aussehen eines Gegenstandes nicht allein durch das von ihm selbst ausgehende Licht bestimmt wird, sondern auch durch die Art und die Stärke derjenigen Strahlung, welche die Umgebung des dem Gegenstande entsprechenden Netzhautbildes trifft. So erscheint ein Gegenstand heller (dunkler), wenn die Umgebung seines Netzhautbildes schwächer (stärker) beleuchtet ist¹. Die *Adaptation* aber beruht auf einer allgemeinen Umstimmung des inneren Auges je nach der Intensität und Qualität der Beleuchtung, und diese allgemeine Zustandsänderung des Sehapparates scheint nach HERING die wirksamste Ursache dafür zu sein, daß die Farbenänderungen, die wir im Sehfeld vorfinden, innerhalb engerer Grenzen erfolgen als die Änderungen der Beleuchtung im Außenraume.

Die Gedächtnisfarben. Indessen behauptet HERING, daß die Effekte, die aus dem Zusammenwirken der erwähnten Anpassungsvorrichtungen hervorgehen, noch nicht hinreichen, um ein restloses Verständnis für die Farbenerscheinungen zu gewinnen, die sich beim Wechsel der allgemeinen Beleuchtung oder beim gleichzeitig Vorhandensein verschiedener Beleuchtungen im Gesichtsfelde einstellen. So ist es z. B. völlig unmöglich, den Eindruckswechsel, den HERING bei seinem Fleckschattenversuch beschreibt (oben S. 600), auf Kontrast und Adaptation zurückzuführen, da diese Faktoren konstant bleiben, und trotzdem „Schatten“ und „Fleck“ sehr verschiedene Eindrücke darstellen. Diese und ähnliche Beobachtungen ließen HERING annehmen, daß das Zusammenwirken der physiologischen Anpassungsvorrichtungen zwar das ursprüngliche und notwendige, aber nicht das ausreichende Mittel sei, die Farben der Sehdinge annähernd konstant zu erhalten. Darum führt er bei der Erklärung der Farbenkonstanz noch einen weiteren Faktor ein, den er im Gegensatz zu den angeborenen, physiologischen Faktoren als einen *erworbenen*, „*psychologischen*“ Faktor bezeichnet und dessen Erwerb er in Zusammenhang bringt mit der Wirkung jener angeborenen physiologischen Funktionen. HERING behauptet nämlich, daß der durch die physiologischen Funktionen hervorgegangene Primäreffekt noch einen weiteren Effekt, gewissermaßen einen Sekundäreffekt, bewirkt. Dieser Sekundäreffekt bestehe darin, daß die Farbe, in der uns ein Außending erscheint, abgesehen von den Grenzfällen, „eine gewisse Ständigkeit bekommt und in unserem Gedächtnis zu einem bleibenden, integrierenden Bestandteil des Dinges“ wird. HERING prägte dafür den Ausdruck: *Gedächtnisfarben*. Solche Gedächtnisfarben sind es, die die Vorstellung erwecken sollen, daß die Farben, in welchen wir die Dinge sehen, ständige Attribute, d. h. wesentliche und nicht zufällige Eigenschaften der Dinge sind.

Hat sich nun vermöge der Wirkung der angeborenen Funktionen des Sehorganes die Farbenkonstanz schon ausgebildet, und hat sich vermöge dieser wiederum die Gedächtnisfarbe eines Dinges entwickelt, dann, sagt HERING, wird die Gedächtnisfarbe immer mit wachgerufen, „wenn durch irgendwelche Momente ein Erinnerungsbild an das Ding geweckt wird, ganz besonders aber dann, wenn wir das bezügliche Ding wieder sehen oder auch nur zu sehen meinen“. Jetzt wird die Gedächtnisfarbe als Engramm oder als Residuum mitbestimmend für unser Sehen, und so schließt HERING: „Alle Dinge, die uns bereits aus Erfahrung bekannt sind, oder die wir für etwas uns nach seiner Farbe schon Bekanntes halten, sehen wir durch die Brille der Gedächtnisfarben und deshalb vielfach anders, als wir sie ohne dieselbe sehen würden“ (Lichtsinn, S. 8).

¹ Schon E. MACH [Abh. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **54** (1866); **55** (1868)] wies darauf hin, daß der Kontrast die Wirkung des quantitativen Beleuchtungswechsels bis zu einem gewissen Grade ausgleiche.

HERING gibt ausdrücklich zu verstehen, daß auch der Gedächtnisfaktor unser *Sehen* der Farben, und nicht etwa nur unser *Urteil* über die Farben, bestimmt. Hinsichtlich des unmittelbaren sinnlichen Eindrucks betrachtet er also die Wirkung des sekundären Gedächtnisfaktors als gleichwertig der Wirkung der primären Kontrast- und Adaptationsvorgänge. In *genetischer* Hinsicht aber zieht HERING zwischen den primären Faktoren und dem sekundären eine scharfe Grenze, da ja nach ihm die Gedächtnisfarben überhaupt nicht entstehen könnten, wenn nicht die Farbenkonstanz schon vorher, bedingt durch das Zusammenwirken der primären Faktoren, vorhanden gewesen wäre¹. Von den Forschern um HERING wird daher darauf hingewiesen, daß die sekundären Faktoren HERINGS einen sehr *konkreten* Sinn haben, daß sie nicht zu verwechseln seien mit einem vagen und vielfach mißbrauchten Begriff der „Erfahrung“. So sagt HILLEBRAND (a. a. O.), HERING habe sich die Wirkung der Erfahrung als Umstimmungen der Sehsubstanz gedacht, die machen, daß „letztere durch denselben Reiz zu anderen Reaktionen veranlaßt wird, als sie es würde, wenn eine solche Umstimmung nicht erfolgt wäre. Er denkt sie sich also ähnlich wie die qualitative Umstimmung bei der Adaptation: es ist eine veränderte Sehsubstanz, die reagiert. Damit ist gesagt, daß die Wirkung früherer Erfahrungen den Reizwirkungen durchaus gleichwertig ist.“ (S. 79/80.)

Wir wollen nicht näher untersuchen, ob man die Wirkung der „Erfahrung“ in eine so strenge Analogie zu den adaptativen Vorgängen („Selbststeuerung“) setzen darf, und möchten nur betonen, daß man die Frage, welche Tragweite dem psychologischen (zentralen) Faktor im konkreten Falle beizumessen ist, nach HERINGS Lehre nicht bestimmt beantworten kann, denn die Gedächtnisfarben hängen, wie HERING selbst betont, ihrer Entstehung gemäß von „allerlei individuellen Zufälligkeiten“ ab und weisen eine „gewisse Schwankungsbreite“ auf.

Die Grundgedanken, die die HERINGSche Theorie beherrschen, lassen sich nun in folgenden zusammenfassenden Sätzen formulieren: Es handelt sich bei den Phänomenen der Farbenkonstanz nicht (wie bei HELMHOLTZ) um ein unbewußtes Urteilsprodukt, sondern um ein *Sehen* im strengen Sinne des Wortes. Wir sollen aber die Farben der Sehdinge deshalb unmittelbar anders sehen, als man es nach den Schwankungen der Beleuchtung und den damit verbundenen Schwankungen der physikalischen und retinalen Reize erwarten könnte, weil bei der Einwirkung eines Lichtreizes streng gesetzmäßig ablaufende physiologische Primärvorgänge (Kontrast und Adaptation) in der Sehsubstanz ausgelöst werden, die so verlaufen, daß sie dem unmittelbaren sinnlichen Eindruck mehr oder weniger direkt angepaßt sind, weil ferner bei Sehdingen, die bereits aus Erfahrung bekannt sind, Residualwirkungen früherer Eindrücke (Gedächtnisfarben) im Spiele sind, die unser Farbensehen ebenfalls im Sinne der Farbenkonstanz wesentlich beeinflussen.

3. Was unterscheidet die Theorie von HERING von der von HELMHOLTZ und was ist beiden Theorien gemeinsam?

Indem HERING behauptet, daß wir die Farben der Sehdinge bei einem Beleuchtungswechsel unmittelbar anders *sehen*, als man es nach dem eingetretenen Wechsel der physikalischen und retinalen Reize erwarten könnte, betont er auch des öfteren, daß die „Empfindung“ selbst dabei eine andere sei. In diesem Sinne

¹ Vgl. auch FRANZ HILLEBRAND: Ewald Hering. Ein Gedenkwort der Psychophysik. Berlin 1918.

lautet auch seine gegen HELMHOLTZ polemisch gerichtete Erklärung des Fleckschattenversuches. Es heißt (Mitteilungen, S. 68): „Wenn ich mich . . . dahin aussprach, daß dasselbe objektive Licht je nach den Nebenumständen bald als Eigenschaft (Farbe) der Außendinge, bald aber als Licht oder Dunkel (Schatten, Finsternis) wahrgenommen werden könne, so wollte ich damit nicht gesagt haben, daß trotz dieser verschiedenen Wahrnehmung doch die Empfindung, entsprechend der Gleichheit des Reizes, in beiden Fällen dieselbe ist. Vielmehr meine ich, daß die Empfindung in beiden Fällen wesentlich verschieden ist . . .“

Wenn nun v. KRIES, im Gegensatz zu HERING und im Anschluß an HELMHOLTZ erklärt, daß beim Fleckschattenversuch gerade die *Empfindung unverändert* bliebe und daß nur die *Wahrnehmung* (der Eindruck von der Körperfarbe) *wechselte*, so dürfte es sich bei dieser viel verhandelten Meinungsdifferenz um einen kaum zu lösenden Streit handeln. Denn „empfinden“ bedeutet bei HERING etwas anderes als bei HELMHOLTZ und v. KRIES. Für HERING ist die Frage nach dem Verhältnis von Empfindung und Wahrnehmung zunächst gar nicht Problem, jedenfalls nicht in jenem erkenntnistheoretisch zugespitzten Sinne („Zeichenlehre“) wie für HELMHOLTZ. Darum geht HERING nirgends von einer dualistischen Trennung von Empfindung und Wahrnehmung im Sinne von HELMHOLTZ aus und darum verwendet er auch beide Ausdrücke meistens in der gleichen Bedeutung.

BÜHLER bemerkt (Handbuch, S. 117), daß bei dem Fleckschattenversuch etwas invariant bliebe, was man etwa den Abhebungsgrad erst des Fleckes und dann des Schattens von ihrer Umgebung nennen könnte. Nur sei die Art der Abhebung (die Abhebungsdimension) in den beiden Fällen verschieden: „Das Papier ist weiß und der Fleck ist grau, das Papier ist hell und der Schatten ist dunkel.“ Damit dürfte der phänomenale Tatbestand in zutreffender Weise charakterisiert sein. Trotzdem würde v. KRIES diese Verschiedenheit eben als Verschiedenheit des „Eindrucks“ und nicht der primären Empfindung bezeichnen, HERING dagegen, der Empfindung und Wahrnehmung nicht trennt, spricht von verschiedenen „Empfindungen“.

Da HERING Empfindung und Wahrnehmung nicht im Sinne von HELMHOLTZ trennt, darum erweist sich der Zirkelvorwurf in derjenigen Form, in der ihn HERING der HELMHOLTZschen Theorie macht (vgl. oben S. 605), als nicht ganz zwingend. Das hat schon v. KRIES (Allgem. Sinnesphysiologie, S. 283) richtig festgestellt. Er bemerkt, daß HERING schlechtweg von den Farben spricht, „in denen wir die Gegenstände sehen“, wobei das Wort „sehen“ sowohl das Empfinden wie das Wahrnehmen im Sinne von HELMHOLTZ bedeuten kann. Die Grundlage für das Abschätzen der Beleuchtung erblickt aber HELMHOLTZ nur in dem, was wir „empfinden“; durch die Beleuchtungsabschätzung mitbestimmt wird nur das, was wir urteilend „wahrnehmen“. Indem also, fährt v. KRIES weiter fort, HERING „den Ausgangspunkt und das Ergebnis des von HELMHOLTZ angenommenen Vorganges mit demselben Wort benennt, entsteht ganz zu Unrecht der Schein, daß eben das, was das Ergebnis bilden soll, schon als Grundlage vorausgesetzt werde, der Schein eines Zirkels. Bestritten kann natürlich werden, daß es primäre Empfindungen in dem hier angenommenen Sinne gibt (sc. im Sinne von HELMHOLTZ und v. KRIES), und man kann demgemäß der Meinung sein, daß dem erwähnten Ausdruck (die Farben, in denen wir die Gegenstände sehen) nur eine einheitliche Bedeutung zukomme. Tut man dies, und dahin geht ja offenbar HERINGS Ansicht, so kann man natürlich die sachliche Richtigkeit der HELMHOLTZschen Lehre bekämpfen. Durchaus unangänglich ist es aber, sie als einen Zirkel zu bezeichnen.“

Aber kommt nicht gerade darin, daß HERING nicht von einer konstruktiv unterbauten Trennung von Empfindung und Wahrnehmung ausgeht, jene Verschiedenheit mit zum Ausdruck, die die Denkart HERINGS auch sonst von der von HELMHOLTZ trennt? Wir meinen den wohl hinreichend bekannten phänomenologischen Einschlag der HERINGSchen Denkart, im Gegensatz zu der von HELMHOLTZ, die, physikalisch orientiert, mehr auf die Analyse der Reizgrund-

lagen als auf die der Phänomene als solcher gerichtet ist¹. Die phänomenologisch orientierte Denkart HERINGS liegt ja nicht allein seiner bekannten Lehre von den Gegenfarben und den daraus folgenden Konsequenzen zugrunde; wir verdanken ihr eben auch die Ansätze zu einer systematischen Beschreibung und Analyse unserer gleichsam natürlich und lebendig gewachsenen Farbwelt, innerhalb deren gerade Farbenkonstanzphänomene eine lebensdienliche Rolle spielen. HERINGS Beobachtungen über die verschiedene Art und Weise, wie uns Farben im Sehraume erscheinen können, bildeten dann für D. KATZ einen fruchtbaren Anlaß zur weiteren Behandlung aller dabei in Frage kommenden Probleme.

Aber zum Verständnis der weiteren Entwicklung des Farbenkonstanzproblems ist es wichtig, sich nicht allein das vor Augen zu halten, was HERING von HELMHOLTZ trennt, sondern auch das, was ihn mit HELMHOLTZ verbindet. HERINGS kausalgenetische Betrachtungen und physiologische Hypothesenbildungen schließen gemäß ihrer Struktur und Ausgestaltung vielfach Anschauungen ein, die sich mit den Grundgedanken von HELMHOLTZ sehr wohl vertragen; denn auch sie gründen sich auf der Trennung von „niederen“ und „höheren“ Vorhängen im Sinne der traditionellen Auffassung. Das gilt besonders auch von HERINGS Theorie der Farbenkonstanz. Nach HERINGS Lehre von der „Wechselwirkung der einzelnen Netzhautelemente“ sind Kontrast- und Adaptationsvorgänge lebenswichtige, streng physiologisch erklärbare *Elementar-* oder *Primär-*prozesse. Weil nun HERING auch die Farbenkonstanz der Sehdinge in ihrem ursprünglichen, primären Umfange als einen Spezialeffekt von Kontrast- und Adaptationsvorgängen betrachtete, darum erblickte er auch in den Tatsachen der Farbenkonstanz selbst Äußerungen einer elementaren Reaktionsform des Organismus und darum wies er sie in erster Linie dem „physiologischen“ Forschungsgebiete an und nicht dem „psychologischen“. Aber die Phänomene der Farbenkonstanz haben nach HERING auch noch ein anderes Aussehen: Als Tatsachen, die unter Mitwirkung „sekundärer Faktoren“ empirischen Ursprunges zustande kommen, erscheinen sie als Äußerungen einer „höheren“ Stufe von Gesetzmäßigkeit. HERINGS Theorie gründet sich also auf die Trennung von physiologischen Primärprozessen einerseits und von akzessorischen, in die höheren Funktionen eingreifenden Vorgängen andererseits. Man wird nun nicht leugnen können, daß eine solche Tatsachenauslegung etwas von dem Kerngedanken von HELMHOLTZ enthält. Denn wenn HERING auch keine Scheidung von Empfindung und Wahrnehmung im Sinne von HELMHOLTZ vollzieht, so denkt er doch in bezug auf den Aufbau unserer Wahrnehmungswelt im Prinzip ähnlich wie HELMHOLTZ: Auch er nimmt einen reizgemäß festgelegten, „elementaren“ Zustand des Sehens an, der noch nicht „durch die umbildende Hand der Erfahrung“ gegangen ist. Nur erfolgt die Abgrenzung von elementaren und höheren Vorgängen bei HERING in einer anderen Weise als bei HELMHOLTZ: Nach der Lehre von der Wechselwirkung der einzelnen Netzhautelemente ist schon die lokale Farbenperception in ihrer ursprünglichen Beschaffenheit nicht, wie bei HELMHOLTZ, nur von dem entsprechenden lokalen Außenreiz bestimmt, sondern auch von allen übrigen, gleichzeitig einwirkenden Reizen (Simultankontrast) und von vorausgegangenen Reizen (Adaptation). E. R. JAENSCH² hat hinsichtlich dieser

¹ „Wenn irgend etwas“, sagt C. STUMPF, „als durch HERINGS Bemühungen vollständig und definitiv gefestigt gelten muß, so ist es die Forderung des psychologischen oder besser gesagt, phänomenologischen Ausgangspunktes in der Farbentheorie. Die siegreiche Klarheit seiner Ausführungen über die schädliche Hereinmischung physikalischer Gesichtspunkte in die Beschreibung der Sinneserscheinungen bleibt vorbildlich für alle Zeit.“ (Die Attribute der Gesichtsempfindungen. Abh. preuß. Akad. Wiss., Philos.-histor. Kl. 1917, Nr 8.)

² JAENSCH, E. R.: Wahrnehmungslehre und Biologie. Z. Psychol. 93, 141ff. (1923).

Differenz zwischen HELMHOLTZ und HERING treffend bemerkt, daß gleichsam der Ausgangspunkt des Sehens bei HERING nicht mehr wie bei HELMHOLTZ von einer unabhängigen Veränderlichen abhängt, sondern von vielen; „aber auch hier gehört, wenn die Reize in bestimmter Weise gegeben sind, dazu eine ganz bestimmte Empfindung e “, d. h. auch für HERING gibt es einen ursprünglichen, durch die stabile Zuordnung von Reiz und Reaktion charakterisierten Ausgangspunkt des Sehens¹. Darum griff auch HERING überall dort, wo sich zur Auslegung eines phänomenalen Tatbestandes eine „primär-physiologische Grundlage“ nicht mehr zu bieten schien, zu „sekundären“ Faktoren empirischen Ursprunges, die sich dem niederen Geschehen überordnen und *nachträglich* einen modifizierenden Einfluß auf jenes niedere Geschehen ausüben sollen.

Man versteht von hier aus, weshalb Forscher um HELMHOLTZ behaupten konnten, daß HERING vielfach Konzessionen an die Denkart von HELMHOLTZ machte. Wenn z. B. HERING behauptet, es komme eine „Abänderung“ des ursprünglichen Farbensehens unter der Mitwirkung „der zum Sehakt in Beziehung stehenden Hirnteile zustande, in welchen die optischen Erfahrungen des ganzen Lebens gleichsam organisiert enthalten sind“, so vermag v. KRIES keine wesentliche Differenz zwischen HERINGS Tatsachenauslegung und seiner eigenen Umschaltungstheorie festzustellen.

Während nun, wie wir schon sagten, HERINGS Feststellungen über die verschiedenen räumlichen Erscheinungsweisen der Farben den Antrieb bildeten, die große Fülle der hier in Betracht kommenden Probleme einer umfassenden, phänomenologischen Analyse zu unterwerfen, führte die dargelegte Trennung von „niederen“ (peripheren) und „höheren“ (zentralen) Vorgängen zu dem Bestreben, die sekundären Faktoren HERINGS in ihrem Einflusse auf unser Farbensehen *möglichst isoliert* zu erforschen, d. h. unabhängig von dem Einflusse, den die „niederen“ und „bloß physiologisch“ bedingten Kontrast- und Adaptionsvorgänge ausüben. Die zentralen Vorgänge (Gedächtnisfarben) erschienen, da sie jetzt für das eigentlich Problematische und Komplizierte am Sehvorgang angesehen wurden, als Gegenstand „psychologischer“ Erforschung. Das charakterisiert die Phase unseres Problems, die unmittelbar auf HERING folgte. In ihr haben wir es mit den umfassenden, für alle weitere Erforschung der Farbenkonstanz maßgebend gewordenen Untersuchungen von DAVID KATZ zu tun.

III. Experimentelle Befunde, mit besonderer Berücksichtigung der Untersuchungen von DAVID KATZ.

Die Bedeutung der Untersuchungen von KATZ, deren Ergebnisse in seinem Werke über „Die Erscheinungsweisen der Farben“ (1911) niedergelegt sind, liegt zunächst einmal darin, daß KATZ strenge und interessante Versuchsmethoden für die Behandlung unseres Problems geschaffen und ein außerordentlich umfangreiches Tatsachenmaterial mit vorbildlicher Sorgfalt und Umsicht erarbeitet hat. Aber darüber hinaus ist es etwas anderes, was diesen Untersuchungen noch ein besonderes Gepräge verleiht: Es ist die Art, mit der KATZ an die Behandlung der einschlägigen Fragen herangeht. KATZ hat zuerst wirklich erkannt, daß die Frage nach der Natur und dem Zustandekommen der Farbenkonstanz nicht innerhalb des abstraktiv isolierten Problemgebietes des Licht- und Farbensinnes, sondern nur im Zusammenhang mit umfassenden Untersuchungen über die Struktur unserer räumlich gegliederten Farbwelt fruchtbar gefördert werden kann. Darum hat er zuerst versucht, die Mannigfaltigkeit der Farbphänomene, die uns unsere natürliche, „dingliche“ Umwelt bietet, nach rein phänomeno-

¹ Vgl. zu dem allgemeinen hier in Betracht kommenden Problem W. KÖHLER: Über unbemerkte Empfindungen und Urteilstäuschungen. Z. Psychol. 66, 51ff. (1913).

logischen Gesichtspunkten zu ordnen und zu analysieren. Er sucht dabei solche spezifischen Unterschiede zu charakterisieren, wie sie eine bestimmte Farbe aufweist, wenn sie einmal als Lochfarbe, dann als Farbe einer rauhen oder einer polierten Körperoberfläche, ferner als Farbe eines durchsichtigen Glases oder einer in einem Glasgefäß befindlichen Flüssigkeit erscheint. Solche Unterschiede bezeichnet KATZ als Unterschiede der *Erscheinungsweisen* der Farben, und er prüft solche Erscheinungsweisen auf ihren verschiedenen Erkenntniswert, auf ihre verschiedene Bedeutung für unser Verhalten zur Umwelt. Die Frage nach der Entstehung der Farbenkonstanz ist nun bei KATZ aufs engste verknüpft mit dem Problem der Erscheinungsweisen; er will die Bedingungen aufzeigen, unter denen „Körperfarbe“ und „Beleuchtung“ sich in der Anschauung konstituieren, und er will die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen ihnen darstellen.

Es gibt noch immer Autoren, die das Bestreben von KATZ, eine systematische, phänomenologische Darstellung unserer „natürlichen“ Farbwelt zu geben, verkennen und mißbilligen. So erklärt FIEDLER¹, daß Farben tatsächlich gar keine Erscheinungsweise hätten. Er will damit nicht etwa nur an der Terminologie von KATZ Kritik üben — ob die Ausdrucksweise: „Erscheinungsweisen der Farben“ ganz zutreffend ist, ist natürlich eine Frage für sich —, sondern er geht von der Voraussetzung aus, daß es eine Gruppe von Erlebnissen gibt, die allein vom Licht- und Farbensinn bedingt und daher dem „physiologischen“ Forscher ohne weiteres zugänglich sind: das sind die sachlich und genetisch letzten Empfindungstatbestände, zu denen „Farblos“, d. h. mehr oder minder „Hell“ und „Dunkel“, und die Farben des Spektrums gehören. Was aber KATZ unter dem Begriff der Erscheinungsweisen zusammenfaßt, kommt nach der Auffassung FIEDLERS nur den „Dingen“ zu, die von uns aus den primären Licht- und Farbengegebenheiten „unter Zuhilfenahme von Erinnerungen und anderen Bewußtseinsinhalten konstruiert“ würden. Die Erlebnisse, die KATZ meint, seien also eine Art Interpretationsprodukte der jeweiligen Intensität und Qualität des Lichtes, sie gehörten daher einer anderen Ordnung seelischer Erlebnisse an, die „komplexer“ sind und bedingungsmäßig von viel mehr heterogenen Momenten abhängen als die „einfacher bedingten“ farbigen oder farblosen Lichtqualitäten. Wir finden also bei FIEDLER Voraussetzungen über den Aufbau unserer Wahrnehmungswelt, die eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der Denkart von HELMHOLTZ zeigen. Es ist schon ausgemacht, daß unsere Sinnesreaktionen von Haus aus nicht auf „Dinge“ gerichtet sein können, sondern nur „einfache“, „unverarbeitete“ Empfindungen zum Inhalte haben. Stellt man sich von vornherein auf diesen, heute immer mehr im Abebben begriffenen Standpunkt, dann richtet man natürlich die Untersuchungen, wie es besonders früher geschah, so ein, daß sie unter möglichst künstlichen und wirklichkeitsfremden Laboratoriumsbedingungen erfolgen. Man fahndet dann nur nach solchen Farbenreaktionen, die in einem relativ eindeutigen und festen (unlabilen) Zusammenhang mit der entsprechenden Reizkonstellation stehen, und setzt dann wie selbstverständlich voraus, daß gerade solche Farbenreaktionen die genetisch primären und einfachen sind. Geht man so vor, dann hat man aber auch, wie KATZ sagt, „die Untersuchung eines Tatsachengebietes mit einem teilweisen Ausschluß des dazugehörigen Tatsachenmaterials von der Betrachtung begonnen oder wenigstens mit einer gewissen Abstraktion innerhalb dieses Gebietes, beides Operationen, deren Berechtigung erst zu erweisen wäre.“

FIEDLER will zeigen, daß man zwischen Schwarz und Dunkel, Weiß und Hell streng unterscheiden müsse². Nun kann man diese Unterscheidung für durchaus berechtigt halten und braucht doch nicht den letzten Voraussetzungen zuzustimmen, von denen FIEDLER bei dieser Unterscheidung und bei der Kritik von KATZ ausgeht. Will man den Standpunkt von KATZ verlassen und an seinen Ausführungen Kritik üben, dann muß diese Kritik nicht von den Voraussetzungen FIEDLERS ausgehen, sondern eher von den entgegengesetzten. Sie hat nicht dort anzusetzen, wo KATZ nur die voraussetzungslose Beschreibung vorgefundener phänomenaler Tatbestände erstrebt, sondern dort, wo er die Frage nach der kausal-genetischen Beziehung zwischen Farben verschiedener Erscheinungsweise prüft und wo er bestimmte theoretische Annahmen über das Zustandekommen der Farbenkonstanz macht. Hinsichtlich dieser Fragen entwickelt er nämlich, wie wir noch sehen werden, Gedanken, die in weitgehendem Maße in den hergebrachten Voraussetzungen der vorhin dargelegten

¹ FIEDLER, KURT: Das Schwarz-Weiß-Problem. Neue psychol. Stud. (herausgeg. von F. KRÜGER) 2, 343ff., insbes. 388ff. (1926).

² Bei „Weiß“ und „Schwarz“ handelt es sich nach FIEDLER gar nicht um „rein optische“ Gegebenheiten. Mit diesen Ausdrücken meine man keine letzten Empfindungstatbestände wie mit „Hell“ und „Dunkel“, sondern Eigenschaften von als objektiv gedachten Dingen.

Problemlage wurzeln; und das kommt sogar vielfach in den Formulierungen zum Ausdruck, die KATZ für die Ergebnisse seiner Beobachtungen und Versuche wählt. Auf solche Fragen können wir aber erst später eingehen¹.

Im folgenden wollen wir nun die wichtigsten Untersuchungsmethoden und Versuchstatsachen von KATZ ins Auge fassen. Auch Befunde anderer Autoren sollen, soweit diese die Feststellungen von KATZ nur ergänzen oder erweitern und modifizieren wollten, im Zusammenhange mit seinen Untersuchungen berücksichtigt werden.

Zwei Gruppen von Beobachtungen und Versuchen sollen dabei gesondert behandelt werden:

1. Beobachtungen und Versuche über das Verhalten der *tonfreien* Farben der Sehdinge bei einem Wechsel der *Intensität der Beleuchtung* (bei einem *quantitativen* Beleuchtungswechsel).

2. Beobachtungen und Versuche über das Verhalten der *tonfreien* und *bunten* Farben der Sehdinge bei einem Wechsel der *Farbe der Beleuchtung* (bei einem *qualitativen* Beleuchtungswechsel).

Eine solche Trennung geschieht hier nicht allein im Interesse einer äußeren Systematik, sondern auch aus sachlichen Gründen. Wir sagten schon, daß die Farbenkonstanz der Sehdinge bei einem Wechsel der Beleuchtungsfarbe in geringerem Umfange besteht als die Konstanz *tonfreier* Farben beim Wechsel der Beleuchtungsintensität. Neuerdings wollten einige Autoren die Farbenkonstanz bei Wechsel der Beleuchtungsfarbe fast *ganz* in Abrede stellen, nachdem K. BÜHLER (Handbuch, S. 103ff.) zuerst Anschauungen in dieser Richtung angebahnt hatte. Nun können wir zwar die Argumente BÜHLERS und die der anderen Autoren nicht anerkennen, denn es entspricht einfach nicht den Tatsachen, wenn man eine Farbenkonstanz beim Wechsel der Beleuchtungsfarbe ganz oder so gut wie leugnet, aber angesichts ihrer quantitativen Unterlegenheit gegenüber der Beständigkeit *tonfreier* Farben beim Wechsel der Beleuchtungsintensität wollen wir die beiden Erscheinungsgruppen schon hier getrennt ins Auge fassen.

A. Das Verhalten tonfreier Farben der Sehdinge beim quantitativen Wechsel der Beleuchtung.

1. Versuche über „Lichtperspektive“ (Beleuchtungsperspektive²).

Methode: Der Beobachter sitzt in einem Dunkelzimmer unter einer intensiv leuchtenden Lampe. Vor ihm, in einer Entfernung von 1 m und in Augenhöhe, befindet sich eine senkrecht zu den Lichtstrahlen orientierte, 18gliedrige Skala von annähernd gleichmäßig abgestuften grauen Papierstreifen, vom hellsten Weiß bis zum tiefsten Schwarz. Nun werden im Hintergrunde des Zimmers, etwa 5 m vom Beobachter entfernt, größere Papiere von der gleichen objektiven Helligkeit wie die der Skala einzeln angebracht. Sie sollen mit den Papieren der Skala verglichen und in sie eingeordnet werden.

Ergebnis: Befindet sich im Hintergrunde des Zimmers z. B. das Papier von der größten Weißlichkeit, so entscheidet sich der Beobachter in den meisten Fällen für ein Papier, das zwischen dem zweiten und dritten Gliede der Skala liegt, d. h. für ein Papier, das nach den Feststellungen von KATZ ungefähr 20mal physikalisch lichtstärker ist als das entfernte. Trotz dieses Lichtstärkeunterschiedes werden *beide* Papiere, das entfernte und das nahe, *als qualitativ von*

¹ Wir bemerken aber schon hier, daß KATZ heute, wie aus einigen Bemerkungen seiner späteren, andere Gebiete behandelnden Schriften hervorgeht, kaum alle seine 1911 gemachten theoretischen Annahmen aufrechterhalten würde. Uns kommt es aber gerade auch auf die theoriegeschichtliche Entwicklung an.

² Die Bezeichnung „Beleuchtungsperspektive“ (statt Lichtperspektive) wurde von BÜHLER (Handbuch, S. 84ff.) vorgeschlagen. Dieser Ausdruck scheint auch uns adäquater zu sein.

gleicher Weißlichkeit gesehen. Indessen erscheint das gewählte Papier nicht in jeder Hinsicht dem entfernten gleich; der Beobachter ist mit seiner Wahl nicht völlig zufrieden, aber — und das ist das Interessante und theoretisch Wichtige — ein passenderes Papier läßt sich gar nicht finden: Das im Hintergrunde gesehene Weiß läßt sich überhaupt nicht in die nahe schwarzweiße Reihe befriedigend einordnen.

Bringt man an die Stelle der 18gliedrigen Skala einen Kreisel mit einer weißen und schwarzen Scheibe an, so daß man durch Änderung des Sektorenverhältnisses alle möglichen zwischen einem Weiß und einem Schwarz liegenden Qualitäten einstellen kann, so ändert das nichts an der grundsätzlichen Unmöglichkeit, das im Hintergrunde gesehene Weiß in völlig befriedigender Weise auf der nahen Scheibe einzustellen. Beide Farbflächen (das Papier und die Scheibe) erscheinen zwar „weiß“, aber die beiden Weiß zeigen eine eigentümliche, durch Worte schwer faßbare Verschiedenheit. Die Beobachter benutzen deshalb sehr verschiedene Ausdrücke, um den phänomenalen Unterschied näher zu charakterisieren: die einen behaupten, das günstiger beleuchtete Weiß erscheine „lichter“, „eindringlicher“, „lebhafter“ oder auch „intensiver“; manche sprechen von einem „helleren“ Weiß in der Nähe und einem „dunkleren“ oder „mit Dunkelheit verhüllten“ Weiß im Hintergrunde; andere wieder sagen, das Weiß in der Nähe sei von größerer „Ausgeprägtheit“ oder „Echtheit“. KATZ selbst will es bei der Verwendung des Ausdruckes „Stufen der Ausgeprägtheit desselben Weiß“ bewenden lassen.

Die Tatsache nun, daß das Weiß einer Körperoberfläche, die verschieden starken Beleuchtungen ausgesetzt wird, in verschiedenen Ausgeprägtheitsstufen auftritt, macht es (bei schlichter Betrachtung der Objekte) *unmöglich, eine völlige Gleichheit zwischen einem stärker und einem schwächer beleuchteten Weiß herzustellen. Und dieser Satz gilt ganz allgemein, d. h. er gilt für alle Farben der schwarz-weißen Reihe.*

Allerdings komplizieren sich die Verhältnisse in deskriptiver Hinsicht, wenn man die Versuche mit dem äußersten Schwarz der 18gliedrigen Skala und mit den ihm benachbarten Papieren wiederholt: Die Einstellungen auf der nahen Scheibe sind zwar auch jetzt „eindringlicher“, aber im Gegensatz zu den Versuchen mit Weiß zeigen die im Hintergrunde des Zimmers aufgestellten Papiere ein „Schwarz von größerer Ausgeprägtheit“ oder Echtheit¹. „Ausgeprägtheit“ und „Eindringlichkeit“ (bzw. „Intensität“) sind also voneinander zu trennen. *Die günstiger beleuchtete Farbe ist stets eindringlicher, aber nicht immer ausgeprägter.* Höhere Ausgeprägtheit und höhere Eindringlichkeit fallen nur für die dem weißen Ende der schwarzweißen Reihe angehörigen Farben zusammen; „für Schwarz und seine Nachbarfarben gilt diese Beziehung nicht; man muß sich also vor einer Verwechslung von Eindringlichkeit einer Farbe und Ausgeprägtheit derselben . . . hüten“ (Erscheinungsweisen, S. 85).

Die prinzipielle Unmöglichkeit, Qualitäten der schwarzweißen Reihe, die unter verschiedenen Beleuchtungen stehen, einander subjektiv völlig gleich zu machen, macht sich natürlich nur solange geltend, als *der Beleuchtungsunterschied deutlich wahrgenommen* wird, denn nur dann liegen verschiedene Stufen der Ausgeprägtheit eines Weiß, eines Schwarz usw. vor. Betrachtet man hingegen die beiden Objekte durch einen Lochschirm (in der oben S. 599 geschilderten Weise), der die Verschiedenheit der Beleuchtungen unsichtbar macht und so bewirkt, daß das Helligkeitsverhältnis der Lochfarben gleich dem Verhältnis der

¹ „Deutlich verschiedene Ausgeprägtheitsstufen für Schwarz lassen sich erst unter Verwendung von Sonnenlicht erzielen.“ (Erscheinungsweisen, S. 108.)

Strahlungsintensitäten wird, dann läßt sich eine völlige subjektive Gleichung der Lochfarben erzielen; dann gibt es aber auch nicht mehr eine Verschiedenheit in bezug auf das, was KATZ Ausgeprägtheit nennt. Nur Körperfarben, nicht aber Lochfarben, können nach KATZ in verschiedenen Stufen der Ausgeprägtheit erscheinen.

Auf Grund der besprochenen Tatsachen dürfte es ohne weiteres klar sein, daß Veränderungen der Lichtstärke eines tonfreien Papiers im allgemeinen sehr verschiedene Phänomene hervorrufen, je nachdem ob die Variation der Lichtstärke durch eine Änderung des Remissionsvermögens (der Albedo) des Papiers oder durch eine Änderung seiner Beleuchtung erfolgt. Wenn man z. B. ein *weißes* Papier, das in unbunter und unverändert starker Beleuchtung vor uns liegt, durch ein Papier ersetzt, welches entsprechend seinem sehr viel geringeren Remissionsvermögen nur den 60. Teil von der Lichtmenge zurückwirft, die das weiße Papier reflektiert, dann erscheint das Ersatzpapier *schwarz*. Verringert man hingegen die *Beleuchtung* des weißen Papiers (etwa durch Entfernen des Papiers vom Fenster) und setzt seine Lichtstärke auf *diesem* Wege auf den 60. Teil herab, dann bleibt für uns das Papier annähernd *weiß*, es erscheint nur in einem „Weiß niedrigerer Ausgeprägtheit“. In beiden Fällen ist das weiße Papier um den gleichen Betrag lichtschwächer gemacht worden, aber die vorgefundenen phänomenalen Tatbestände sind in den beiden Fällen grundverschieden.

G. MARZYNSKI¹ untersuchte die Bedeutung des grundlegenden Unterschiedes der beiden eben genannten Veränderungsreihen für die Frage nach dem Sinn und der Geltungsweite des WEBERSchen Gesetzes im Gebiete des Lichtsinnes. Er zeigte, „daß sich die Untersuchungen zu dem Gesetz *ihrem Sinne* nach in zwei Gruppen teilen lassen“, und daß eine Konstanz der Unterschiedsempfindlichkeit nur dort festgestellt werden konnte, wo die Lichtstärke durch Beleuchtungswechsel verändert wurde und wo Farbenkonstanzphänomene eine Rolle spielten.

Messende Versuche über Beleuchtungsperspektive. Messende Versuche hat KATZ bei Tagesbeleuchtung mit Kreisscheiben durchgeführt (Erscheinungsweise, § 9, S. 99ff.). — Als Lichtquelle dient ein Fenster; ganz in seiner Nähe, mit dem Rücken zu ihm, sitzt der Beobachter. An die Stelle der zu vergleichenden nahen und entfernten Papiere treten rotierende Scheiben: die nahe Kreisscheibe steht zirka 1,5 m, die entfernte zirka 5 m vom Fenster, wobei die Beleuchtungsstärke auf der entfernten Scheibe ungefähr um das 14fache gegenüber der anderen herabgesetzt ist². Zur Erzielung gleicher Kontrastverhältnisse für beide Scheiben werden ihre Hintergründe gleich lichtstark gemacht. Auf dem entfernten Kreisel wird nun ein Weiß, ein weißliches Grau usw. eingestellt, und dem Beobachter wird die Aufgabe erteilt, auf dem nahe vor ihm befindlichen Kreisel ein Weiß, ein weißliches Grau usw. *gleicher Qualität* einzustellen. Wir bringen 2 Tabellen (im Auszug), die KATZ an 2 verschiedenen Beobachtern gewonnen hat. (Sie enthalten nur die Werte für die Weißsektoren der Scheiben ([°]W); ihre Ergänzung zu 360° geschieht durch Tuschschwarz.) In der 3. Kolumne stehen die Quotienten aus den auf beiden Kreiseln eingestellten Werten

$$\left(= \frac{\text{Wert der nahen Scheibe}}{\text{Wert der fernen Scheibe}} \right)^3.$$

¹ MARZYNSKI, G.: Studien zur zentralen Transformation der Farben. Z. Psychol. 87, 45ff. (1921).

² Dieses Verhältnis der Beleuchtungsstärken wurde an verschiedenen Versuchstagen beibehalten.

³ Hierbei hat die Weißvalenz des Tuschschwarz, welches rund 60mal weniger reflektiert als das Weiß (60° Tuschschwarz = 1° Weiß), Berücksichtigung gefunden.

Tabelle 1. (Beobachter M.)

	Ferne Scheibe ° W	Nahe Scheibe ° W	Quotient
1	360	127	0,36
2	270	91,2	0,35
3	180	49,7	0,30
4	100	22,6	0,27
5	60	11,6	0,27
6	40	6,3	0,27
7	30	2,8	0,25
8	24	0	0,20

Tabelle 2. (Beobachter N.)

	Ferne Scheibe ° W	Nahe Scheibe ° W	Quotient
1	360	315	0,88
2	270	234,3	0,87
3	180	136,3	0,77
4	100	57,9	0,60
5	50	31,6	0,67
6	30	15,3	0,59
7	20	9,5	0,60
8	11,4	0,0	0,35

Die numerischen Werte der Tabellen 1 und 2 lassen folgenden Sachverhalt erkennen: Wäre der qualitative Gleichheitseindruck zwischen der nahen und fernen Scheibe nur durch die Lichtmengen bedingt, die dem Auge von den Scheiben zureflektiert werden, dann müßte, da die vom Fenster weiter abliegende Scheibe um das 14fache schwächer beleuchtet ist als die nahe, in der 3. Kolumne der Tabellen überall der Wert $1:14 = 0,07$ stehen. In Wirklichkeit liegen alle Werte der 1 außerordentlich viel näher, und zwar am weißen Ende der Reihen (0,36 und 0,88) noch viel näher als am schwarzen (0,2 und 0,35). Daraus ergibt sich folgender Satz im Sinne von KATZ: *Unter tonfreien Qualitäten der Sehdinge, die in schwacher Beleuchtung vorgefunden werden, bewahrt das Weiß seinen Weißcharakter am festesten. Die Konstanz der tonfreien Qualitäten nimmt bei herabgesetzter Beleuchtungsintensität um so mehr ab, je weiter man sich vom Weiß und von den ihm benachbarten Qualitäten entfernt.*

In deskriptiver Hinsicht gilt hier dasselbe, was über die Versuche im Dunkelmzimmer gesagt worden ist. Insbesondere zeigen das Weiß und seine Nachbarqualitäten deutlich verschiedene Ausprägungsstufen im Sinne von KATZ. Auch hier läßt sich deshalb eine völlig befriedigende Gleichung nicht einstellen; es kann nur maximale Ähnlichkeit erzielt werden.

Nun vergleiche man aber die Tabellen 1 und 2 in bezug auf die *persönlichen Differenzen*: Für: ferne Scheibe = 360° W stellt der Beobachter M. (Tabelle 1) 127° W, dagegen der Beobachter N. (Tabelle 2) 315° W auf der nahen Scheibe ein. Das sind zwar Extreme unter den persönlichen Differenzen, die KATZ gefunden hatte, aber wir haben absichtlich diese Extreme ausgesucht, um schon hier auf die *großen individuellen Unterschiede* hinzuweisen, die man bei solchen messenden Versuchen zu finden pflegt.

Die sog. „Eindringlichkeit“ hängt allein von der retinalen Belichtungsstärke ab. Bei den bisherigen Versuchen handelte es sich um die Aufgabe, auf dem nahe vor dem Beobachter befindlichen Kreisel eine Scheibe von gleicher *Qualität* (weiß, grau usw.) einzustellen wie auf dem entfernten Kreisel. Dieser Versuch gelingt nur, wenn man ohne jede Reflexion sich dem unmittelbaren Eindrucke der Objektfarben hingibt. Die Gleichheit auf Qualität bedeutete aber, wie wir sahen, stets Ungleichheit in bezug auf andere Eigenschaften des Farbeindrucks; die Einstellungen auf dem nahen Kreisel erschienen ja immer lebhafter, eindringlicher und, sofern es sich um Weiß und die ihm nahestehenden Qualitäten handelte, auch ausgeprägter.

KATZ versuchte nun festzustellen, unter welchen Bedingungen die entfernte und die nahe Scheibe *gleich eindringlich* erscheinen. Jetzt, bei dem Vergleich der beiden Scheiben in bezug auf gleiche Eindringlichkeitsgrade, mußte der Beobachter sich ganz anders verhalten: Er war genötigt, jene mehr wirklichkeitsfremde Einstellung auf „reine Optik“ vorzunehmen, von der wir oben S. 599 sprachen. KATZ ließ die Scheiben in der Weise einstellen, daß der Beobachter „sich von

beiden *gleichstark affiziert* fühlte“. Solche Versuche ergaben: *Eindringlichkeitsgleichheit*, die natürlich Ungleichheit in bezug auf Qualität (weiß, grau usw.) bedeutet, *zeigen die beiden Scheiben dann, wenn sie annähernd die gleiche Lichtmenge in das Auge senden*.

Während also — so können wir das Ergebnis der Versuche über Beleuchtungsperspektive zusammenfassen — ein weiß aussehendes Objekt auch in herabgesetzter Beleuchtung seinen qualitativen Weißcharakter in hohem Maße zeigt, *während also das „Weiß“ in hohem Maße unabhängig bleibt von dem Beleuchtungswechsel und damit von der retinalen Belichtungsstärke, richtet sich die Eindringlichkeit des betreffenden (tonfreien) Farbeneindrucks allein nach der Stärke der retinalen Erregung*.

2. Die „Zweidimensionalität“ (KATZ) der tonfreien Körperfarben.

Die Versuche über Beleuchtungsperspektive ließen das Vorkommen tonfreier Körperfarben in deutlich verschiedenen „Stufen der Ausgeprägtheit“ erkennen. (Die *Endglieder* der schwarzweißen Reihe, das Weiß und das Schwarz, zeigen diesen Tatbestand am besten.) Dieser Befund führte KATZ zur Aufstellung einer neuen „Dimension“ der tonfreien Qualitäten der Objekte. Er erklärt, man habe keine Berechtigung, von *einer* schwarzweißen Reihe bei den Körperfarben zu sprechen und müsse eine *Zweidimensionalität* der Mannigfaltigkeit der tonfreien Körperfarben anerkennen. Denn man könnte ja von einem bestimmten Gliede der schwarzweißen Reihe entweder zu *qualitativ anderen*, weißlicheren oder schwärzlicheren, Gliedern übergehen, oder zu solchen Farbeneindrücken, welche die *gleiche Qualität* in einer anderen *Ausgeprägtheit* zeigen. In der Tat hat man ja grundverschiedene Eindrücke, je nach dem ob man von einer weißen Oberfläche zu einer mittelgrauen oder schwärzlichen in der gleichen Beleuchtung übergeht, oder ob man z. B. durch Herabsetzung der Beleuchtung zu einer Oberfläche von der gleichen Weißqualität in niedrigerer Ausgeprägtheit gelangt.

Nach HERING bezeichnet man die Veränderung, die eine *bunte* Farbe erleiden kann, ohne ihre Grundqualität zu ändern, als „Verhüllung“ mit Grau. Infolge der „Zweidimensionalität“ der Gesamtheit der tonfreien Körperfarben ist es nun möglich, eine bunte Farbe nicht nur mit den Gliedern *einer*, einer bestimmten Beleuchtungsstärke ausgesetzten Schwarzweißreihe zu verhüllen, sondern „mit den Gliedern aller Reihen von tonfreien Farben, die sich bei Änderung der Beleuchtungsstärke ergeben“. Man kann z. B. ein Weiß niedrigerer Ausgeprägtheit auf solche Weise mit einem Rot nuanciert denken, „daß diese Nuancierung bereits unverkennbar ist, sie aber andererseits nur soweit geführt worden ist, daß der Eindruck, es vornehmlich mit „Weiß niedriger Ausgeprägtheit“ zu tun zu haben, erhalten bleibt. *Man würde im Bereich der Rotnuancen, die bei normaler Beleuchtung möglich sind, vergeblich nach einem, dem hier gewonnenen Farbeneindruck, einem mit Rot schwach nuancierten Weiß niedriger Ausgeprägtheit, ganz gleichen suchen*.“ (Erscheinungsweisen, § 22, S. 245ff.) Darum kann man auch verschiedene Ausgeprägtheitsstufen derselben bunten Farbe darstellen.

KATZ bemerkt, naive Beobachter hätten bei den Versuchen über Beleuchtungsperspektive die Neigung, das günstiger beleuchtete Weiß für „heller“, das schwächer beleuchtete für „dunkler“ zu erklären. Danach hätte man von einem helleren und dunkleren Weiß statt von einem Weiß in verschiedenen Stufen der Ausgeprägtheit zu sprechen. KATZ lehnt jedoch diese Bezeichnung ab, indem er darauf hinweist, daß der Begriff Helligkeit in der Farbenlehre „bereits eine ganz bestimmte, und zwar andere Verwendung gefunden hat. Man pflegt bekanntlich die bunten Farben als heller oder dunkler zu bezeichnen, je nachdem sie diesem oder jenem Glied der Schwarzweißreihe zuzuordnen sind. Änderung der Helligkeit bedeutet also immer Zuordnung zu einem qualitativ anderen Gliede der Schwarzweißreihe. Offenbar würde es hiernach keinen rechten Sinn haben, von einem Weiß zu sprechen, das

bei gleichbleibender Qualität verschiedene Helligkeiten besitzt.“ (S. 84.) Indessen ist zu beachten, daß in der Umgangssprache, wie schon HERING (Mitteilungen, S. 66) und neuerdings MARZYNSKI¹ bemerkten, „Helligkeit“ ein Begriff ist, der vorwiegend zur Beleuchtung gehört, und darum meint der naive Beobachter etwas Richtiges, wenn er bei den Versuchen über Beleuchtungsperspektive von einem Weiß (oder Schwarz) verschiedener Helligkeit spricht. In diesem Sinne wäre zu sagen, daß ein *stark* beleuchtetes *Weiß* qualitativ „ausgeprägter“, zugleich aber auch „heller“ ist (andere würden „intensiver“ sagen) als ein schwächer beleuchtetes Weiß. Von einem *stark* beleuchteten *Schwarz* aber wäre zu sagen, daß es zwar auch „heller“ ist als ein schwächer beleuchtetes, dabei aber „qualitativ weniger ausgeprägt“. — Wenn wir von Ausprägtheitsstufen sprechen, meinen wir eben die Prägnanz oder Reinheit, mit der die Grundqualität (das Substanzartige an dem Farbeneindruck) hervortritt; unter Helligkeit aber meinen wir mehr den Gesamteindruck, nicht losgelöst von dem Beleuchtungseindruck. Parallel mit der Helligkeit in dem hier gemeinten Sinne, aber nicht parallel mit der Ausprägtheit, geht die „Eindringlichkeit“; nur meint man unter Eindringlichkeit mehr etwas Subjektives, gewissermaßen die Stärke, mit der man sich von einem Eindruck affiziert fühlt.

BÜHLER (Handbuch, S. 156) glaubte, die neue Dimension (die Ausprägtheit) sei „die lange gesuchte Intensität der Farben“. KATZ² lehnt jedoch BÜHLERS Intensitätsbegriff ab, indem er u. a. darauf hinweist, daß nach BÜHLERS sonstigen Ausführungen ein *stark* beleuchtetes Schwarz wohl als intensiver zu bezeichnen wäre, während doch ein Schwarz in *herabgesetzter* Beleuchtung das *ausgeprägtere* ist.

Es dürfte gewiß sehr schwer sein, eine einwandfreie, völlig befriedigende Terminologie für die KATZschen Befunde zu finden. Man soll aber, glaube ich, nicht, wie es BÜHLER tut, versuchen, auf die Feststellungen von KATZ jene Kategorien anzuwenden, deren man sich bei der Erörterung des alten Attributenproblems in der Empfindungslehre, d. h. bei der Erörterung der Frage nach den „immanenten und wesentlichen Merkmalen“ einer Empfindung (STUMPF) bediente. Die verschiedenen damit zusammenhängenden begrifflichen Systematisierungsversuche setzen einen abstrakten Empfindungsbegriff voraus, der gerade auch durch die wichtigen Befunde von KATZ Problem geworden ist.

3. Versuche mit anomaler Orientierung der Körperoberflächen.

Bei den oben S. 612ff. beschriebenen Versuchen über Beleuchtungsperspektive sind die beiden zu vergleichenden Farbflächen dadurch verschieden starken Beleuchtungen ausgesetzt, daß sie sich in verschiedenen Entfernungen von der Lichtquelle befinden. Eine verschieden starke Beleuchtung erfahren aber die Dinge auch durch eine verschiedene Orientierung ihrer Oberflächen zur Lichtquelle. Und im gewöhnlichen Leben spielt dieses *Orientierungsmoment* für die Konstanz der tonfreien Farben der Schdinge eine noch größere Rolle als der Entfernungsfaktor: Bei Tage und im Freien z. B. spielt, worauf besonders BÜHLER hinwies, das Entfernungsmoment keine Rolle, wohl aber die Orientierung; denn von der Sonne sind zwar alle Dinge gleich weit entfernt, aber nicht alle gleich zu ihr orientiert.

Über eine wichtige, hier in Frage kommende Beobachtung berichtet schon HERING: „Man nehme am Fenster stehend in die eine Hand ein weißes, in die andere ein graues Papier und halte dieselben bei kleinem gegenseitigen Abstand zunächst horizontal nebeneinander. Beide Papiere sollen steif, ganz eben, matt und undurchsichtig sein. Neigt man nun das graue Papier dem Fenster zu, das weiße von demselben ab, so wird sehr bald das Netzhautbild des grauen lichtstärker sein als das des weißen, aber obgleich man die Helligkeitsänderungen bemerkt, sieht man doch das jetzt lichtstärkere ‚wirklich‘ graue Papier noch grau und das jetzt lichtschwächere ‚wirklich‘ weiße noch weiß. Betrachtet man jedoch die Papiere nur mit einem Auge durch eine irgendwie fixierte Röhre, so gelingt es leicht, ihre Farben in einer und derselben Ebene zu sehen, falls ihre beiden Bilder unmittelbar und ohne Beschattung des einen aneinander grenzen

¹ MARZYNSKI, G.: Z. Psychol. **87**, 52 (1921).

² KATZ, D.: Psychol. Forschg **5**, 180 (1924).

und von jedem Papier nur noch ein Segment sichtbar ist. Jetzt sieht man das graue Papier heller und das weiße dunkler, wie es einer Verschiedenheit der beiden Lichtstärken entspricht.“ (Lichtsinn, S. 9.)

Zur Demonstration dieser Beobachtung eignet sich vorzüglich der sog. *Nuancierungsapparat*, bei dem man die Lichtstärke eines Feldes durch verschiedene Neigung desselben gegen die Lichtquelle innerhalb weiter Grenzen variieren kann (vgl. HERING: Lichtsinn, S. 121). Abb. 203 zeigt schematisch den Apparat und das Prinzip des Versuches. Folgende Beschreibung lehnt sich beinahe wörtlich an die von H. RUPP¹ an: In dem unteren Teile eines mit schwarzem Tuchpapier ausgelegten Kastens, welcher mit seiner offenen Wand gegen das Fenster zu stellen ist, sind die beiden Platten p_1 , p_2 befestigt; jede Platte ist unabhängig von der anderen um eine horizontale, in derselben Geraden liegende Achse drehbar, und die jeweilige Neigung kann an den außen angebrachten Teilkreisen k abgelesen werden. Auf diesen Platten können Glasplatten, die mit verschiedenen tonfreien Papieren

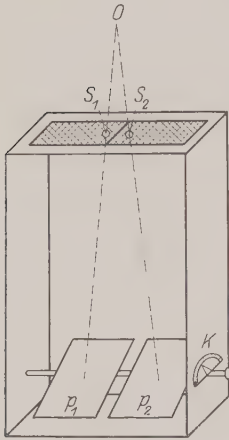


Abb. 203.
(Erklärung im Text.)

sauber überzogen sind, befestigt werden. Die obere Wand des Kastens ist bis auf einen Rand von wenigen Zentimetern entfernt. Über die so entstehende rechteckige Öffnung wird ein grauer Lochschirm gelegt mit den zwei Löchern s_1 , s_2 , der auf der Unterseite mit Tuschwarz überzogen ist. Von O aus sieht man durch die Löcher auf die beiden Platten, so daß die Löcher mit der Farbe der von den Platten ausgesandten Lichter vollständig und gleichförmig ausgefüllt erscheinen. Man legt nun beispielsweise auf p_1 ein schwarzes Papier, auf p_2 ein weißes, und neigt jenes dem Fenster zu, dieses von ihm ab, bis die Lochfarben völlig gleich erscheinen. Die Gleichheit der Lochfarben entspricht der Gleichheit der von dem schwarzen und weißen Papier ausgesandten Lichter. Entfernt man aber den Lochschirm, so daß die verschiedene Neigung der Platten gesehen wird, so erscheint das schwarze Papier wieder „schwarz“, das weiße wieder „weiß“.

KATZ hat messende Versuche mit anomaler Orientierung der Oberflächen an 2 in zweckentsprechender Weise gegen die Lichtquelle orientierten Kreiselsscheiben durchgeführt (Erscheinungsweisen, S. 117ff.). Solche Versuche ergaben in quantitativer Hinsicht wesentlich gleiche Resultate wie die über Beleuchtungsperspektive. Auch in bezug auf den phänomenalen Tatbestand ergaben sich insofern wieder Analogien als die Beobachter hier wie dort von verschiedenen Stufen der Ausgeprägtheit tonfreier Farben sprachen. Infolgedessen gibt es nicht 2 zur Lichtquelle verschieden orientierte Körperoberflächen, die in bezug auf ihr (farbiges) Aussehen völlig gleich erscheinen.

4. Messende Versuche mit dem Episkotister.

Sowohl bei den Versuchen über Beleuchtungsperspektive wie auch bei den Versuchen mit anomaler Orientierung der Oberflächen ist der Beobachter über die verschiedene räumliche Lage der zu vergleichenden Farbflächen unterrichtet. Man könnte deshalb glauben, daß die verschiedene Lokalisationsweise als solche in irgendeinem Sinne und Ausmaße den Vergleich der beiden Farbflächen erschwert und dadurch die Ergebnisse mitbestimmt. Bei den folgenden Episkotisterversuchen handelt es sich nun um wesentlich gleichlokalisierte Farbeindrücke, — die Grundtatsachen aber bleiben im Prinzip die gleichen.

Der Episkotister ist eine Scheibe aus fester Pappe oder dünnem Blech mit variablen, sektorenförmigen Öffnungen (Abb. 204). In rasche Rotation versetzt, gestattet er die Durchsicht auf die hinter ihm liegenden Objekte. Im einzelnen hängt die Durchsichtigkeit von verschiedenen Faktoren ab², insbesondere von den Entfernungen, die einerseits zwischen

¹ In: Katalog XXI von SPINDLER u. HOYER, S. 60, 1908.

² Vgl. KATZ, D.: Erscheinungsweisen, S. 15ff.; Der Aufbau der Tastwelt, Z. Psychol. Ergzbd. 11, Leipzig, 1925, S. 32. — B. TUDOR-HART, Studies in Transparency, Form and Colour. Psychol. Forschg. 10, 273ff. (1928).

Beobachter und Episkotister, andererseits zwischen Episkotister und den hinter ihm befindlichen Dingen gewählt wird. Sind die Entfernungen passend ausgesucht, dann wirkt der Episkotister so, wie wenn wir durch einen Schleier oder einen Flor sehen würden, wobei die Dichte des Schleiers um so geringer (größer) ist, je größer (kleiner) die Episkotisteröffnung gemacht wird. Durch Überziehen der Scheibe mit verschiedenen tonfreien und mit verschiedenen buntfarbigen Papieren — man spricht kurz von einem tonfreien oder einem buntfarbigen Episkotister. — bewirkt man, daß der den Dingen vorgelagerte Schleier in verschiedenen Farben erscheint. Man hat nun auf diese Weise die eigenartigsten Farbphänomene erzielen können, und ihre Untersuchungen erwiesen sich von großer Bedeutung für die Klärung wichtiger Fragen der Farben- und Raumwahrnehmung.

Im Augenblick interessiert uns der Episkotister nur als ein Mittel zur Herabsetzung der Beleuchtungsintensität von Objekten. Die schematische Abb. 205 (aus Erscheinungsweise, S. 122) verdeutlicht die von KATZ benutzte Versuchsanordnung:

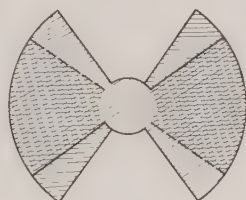


Abb. 204. (Erklärung im Text.)

„In 90 cm Abstand von dem mittleren Fenster F_2 des Versuchszimmers ist ein schwarzer Schirm S aufgestellt, der bei a_1 und a_2 zwei kreisförmige Löcher von 0,7 cm Durchmesser besitzt. Ihr gegenseitiger Abstand beträgt 3 cm. In einer Entfernung von 1,4 m von diesem Schirm sind zwei Scheiben B_1 und B_2 aufgestellt, beide mit einem Durchmesser von etwa 11 cm. B_1 liegt auf einer Scheibe (S_1) von variabler Helligkeit auf (Durchmesser 20 cm), welche ihr als Hintergrund dient. Der Scheibe B_2 dient ein Schirm S_2 von neutralem Grau als Hintergrund. Etwa $\frac{1}{2}$ cm hinter der Öffnung a_2 des Schirmes S befindet sich ein mit Tuchschwarz überzogener Episkotister E von variabler Öffnung. Er ist so aufgestellt, daß ein bei O_2 befindliches Auge in der Nähe seines Randes durch ihn hindurch auf B_2 blicken kann. Bei den Versuchen wird das beobachtende Auge möglichst nahe an S herangebracht. Durch diese Annäherung wird erreicht, daß durch a_2 fast kein Licht auf die rotierende Episkotisterscheibe fällt. Bedenkt man, daß sie mit Tuchschwarz überzogen ist, und daß sie von den anderen Seiten her nur Spuren von Licht empfangen kann, so wird man es berechtigt finden, wenn wir bei den folgenden Versuchen die von der Episkotisterscheibe aus ins Auge fallende Lichtmenge praktisch vernachlässigt haben. Die verschiedenen Entfernungen und Scheibengrößen sind so gewählt, daß ein in der Episkotisterscheibe gelassener Spalt bei schneller Bewegung die von O_2 aus betrachtete Scheibe B_2 nahezu momentan vollständig freigibt und ebenso nahezu momentan wieder vollständig verdeckt. Es soll hierdurch erreicht werden, daß alle von dem Lichte der Scheibe B_2 getroffenen Punkte der Netzhaut möglichst gleichzeitig erregt werden, so daß die Erregungsverhältnisse (Anstieg und Abfall) in allen diesen Punkten zu jeder Zeit nahezu dieselben sind.“ Blickt man durch a_2 , so sieht man außer den Konturen von B_2 und ihrer Hintergrundscheibe auch noch eine Reihe anderer im Gesichtsfelde befindlicher Gegenstände.

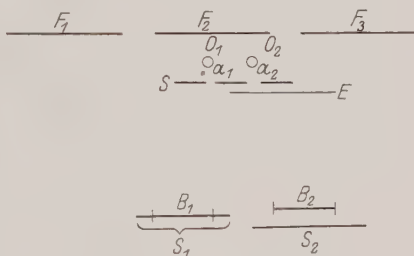


Abb. 205. (Erklärung im Text.)

Versuche mit Variation der Episkotisteröffnung. Die durch den Episkotister gesehene Scheibe (B_2) enthält 360° W. Die Aufgabe ist nun, bei einer gegebenen Episkotisteröffnung auf der anderen, vom Episkotister nicht verdeckten Scheibe (B_1) eine Farbe von gleicher Qualität einzustellen. Durch passende Wahl der Hintergründe werden möglichst gleiche Kontrastverhältnisse für beide Scheiben geschaffen.

Tabelle 3¹.

	Episkotister- öffnung	Weißsektor auf der unverdeckt gesehenen Scheibe (B_1)
1	270°	$298,9^\circ$ W
2	180°	$247,4^\circ$ „
3	90°	$136,0^\circ$ „
4	60°	$118,0^\circ$ „
5	30°	$103,0^\circ$ „
6	10°	$106,0^\circ$ „
7	3°	$63,0^\circ$ „

¹ Aus: Erscheinungsweise, S. 128.

In der Tabelle 3 weichen alle Werte der auf B_1 eingestellten Weißsektoren von den Werten der Episkotisteröffnung nach oben hin ab, und zwar relativ um so stärker, je kleiner die Episkotisteröffnung ist. Das bedeutet: die Qualität der Scheibe B_2 , die durch den Episkotister gesehen wird, entspricht nicht etwa der retinalen, durch die Reizkombination $E + B_2$ (Reizkombination aus dem Episkotister und der Scheibe B_2) bedingten Lichtstärke — sonst müßte sie ja bei kleineren und kleinsten Öffnungen des Episkotisters nahezu schwarz erscheinen —, sondern die Scheibe B_2 erscheint trotz der starken Verhüllung durch den Episkotister „weiß“, bzw. „weißlichgrau“, und zwar bewahrt sie ihren Weißcharakter relativ um so fester, je stärker die Verhüllung durch den Episkotister wird.

Wichtig ist dabei der phänomenale Tatbestand: Besonders bei der kleinsten Öffnung des Episkotisters (3°) sieht man auf B_2 eine Schwärzlichkeit liegen, die man für sich abstrahierend erfassen kann. In gleicher Weise konnten bestimmte Beobachter von KATZ durch Abstraktion die Weißlichkeit dieser Scheibe isoliert zum Bewußtsein bringen, doch erschien es ihnen natürlicher, von der Schwärzlichkeit statt von der Weißlichkeit zu abstrahieren.

Indessen besitzt das Weiß der durch den Episkotister gesehenen Scheibe eine sehr geringe Eindringlichkeit, besonders bei den kleinsten Öffnungen des Episkotisters. Nun hat KATZ, ähnlich wie bei den Versuchen über Beleuchtungsperspektive, auch hier die Frage untersucht, unter welchen Bedingungen die durch den Episkotister gesehene Scheibe und die andere, unverdeckte, eindringlichkeitsgleich erscheinen (Erscheinungsweisen, § 12, S. 132ff.). Die daraufhin gerichteten Versuche ergaben das analoge Resultat wie die entsprechenden bei der Beleuchtungsperspektive: Die Scheiben erscheinen dann gleich eindringlich, „wenn die durch den Episkotister betrachtete Scheibe an retinaler Wirksamkeit der anderen Scheibe gleich ist oder etwas hinter ihr zurücksteht.“ Mit anderen Worten: Die Eindringlichkeit einer tonfreien Körperfarbe hängt im Gegensatz zu ihrer Qualität auch bei den Episkotisterversuchen allein von der Stärke der retinalen Erregung ab.

5. Der Beschattungs- und Belichtungsversuch (sog. Grundversuch).

Dieser Versuch gilt im Problemgebiete der Farbenkonstanz gewissermaßen als Standardversuch¹. Verschiedene Forscher nach KATZ haben ihre Untersuchungen nach dem gleichen Prinzip angestellt, und wir selbst werden unsere eigenen Überlegungen (später S. 652 ff.) namentlich an diesen Versuch knüpfen. Wir fassen hier speziell den Beschattungsversuch ins Auge.

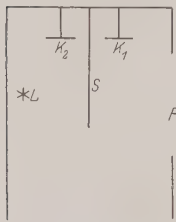


Abb. 206.
(Erklärung im Text.)

Methode. Die Untersuchung erfolgt wieder mittels MAXWELLScher Scheiben. Zwei (am besten elektrisch angetriebene) Farbenkreisel K_1 und K_2 — vgl. schematische Abb. 206 — sind in einem kleinen Abstand voneinander aufgestellt. Den Hintergrund bildet eine Wand von neutralem Grau. Zwischen dem Kreisel K_1 , der stets dem vollen, durch das Fenster F fallenden Tageslicht ausgesetzt ist, und dem Kreisel K_2 befindet sich ein großer Schirm S aus fester Pappe, durch den K_2 und seine Umgebung unter eine herabgesetzte Beleuchtung gebracht wird. Um den Beschattungsgrad von K_2 quantitativ abzu-

stufen, wählt man den Schirm S nicht allein aus Pappe, sondern aus Papier von dieser oder jener Lichtdurchlässigkeit.

Der Beobachter hat auch hier die Aufgabe, die auf K_1 und K_2 aufgesetzten Scheiben ihrem qualitativen Aussehen nach gleichzumachen. Solche Gleichheitseinstellungen erfolgen in zwei gesonderten, parallel verlaufenden Versuchsreihen: In der einen werden die beiden Kreisscheiben durch einen Lochschirm oder, exakter, einen Doppelschirm² beob-

¹ KATZ, D.: Versuche über den Einfluß der Gedächtnisfarben auf die Wahrnehmungen des Gesichtssinnes. Zbl. Physiol. **20**, 517ff. (1906). Vgl. auch Erscheinungsweisen, S. 163ff.

² Bei dem von KATZ benutzten Doppelschirm, dessen hintereinanderliegenden Löcher wie ein Tubus wirken, ist die dem Beobachter zugewandte Seite des vorderen Schirmes

achtet (Verfahren I), in der anderen werden sie direkt betrachtet (Verfahren II). Der Lochschirm, der wieder so angebracht sein muß, daß das eine Loch von der Strahlung der einen Scheibe, das andere von der Strahlung der anderen vollständig und gleichförmig ausgefüllt wird¹, verdeckt beim Verfahren I den Überblick über die ungleichen Beleuchtungen; bei dem Verfahren II dagegen ist die Übersicht über die beiden Scheiben und die Art ihrer Beleuchtung vorhanden. Der Versuch ermöglicht also den Unterschied quantitativ festzulegen, der zwischen der Lochfarbengleichung und der Einstellung bei freier Betrachtung besteht.

Quantitative Resultate. Zum Verständnis der nachstehenden numerischen Werte und der speziellen Art, wie sie gewonnen sind, ist folgendes zu bemerken: Der im Schatten des Schirmes stehende Kreisel K_2 trägt eine weiße Scheibe ($= 360^\circ W$), die während der Versuche unverändert bleibt. Auf dem benachbarten, unbeschatteten Kreisel K_1 aber ist eine Scheibenkombination aufgesetzt, deren Sektoren planmäßig so lange variiert werden, bis sie der beschatteten Scheibe qualitativ gleich, bzw. maximal ähnlich erscheint. Die Zahlenwerte, die wir im folgenden bringen, beziehen sich demzufolge auf die Sektoren der veränderlichen, dem vollen Tageslichte ausgesetzten Scheibe. Die Hauptwerte I entsprechen dem Verfahren I (Beobachtung durch den Lochschirm), die Hauptwerte II dem Verfahren II (freie Beobachtung).

Weiß Scheibe ($= 360^\circ W$) im beschatteten Raum.

(Beispiele nach KATZ.)

A-Versuche: Eine weiße Scheibe steht im Schatten eines schwarzen Pappschirmes.

I. Hauptwert	4,2° ²	Mittlere Variation	2,4°
II. „	116,0°	„ „	19,2°

B-Versuche: Eine weiße Scheibe steht im Schatten einer Fläche aus doppeltem Seidenpapier.

I. Hauptwert	65,9°	Mittlere Variation	3,3°
II. „	178,6°	„ „	11,3°

C-Versuche: Eine weiße Scheibe steht im Schatten einer Fläche aus einfachem Seidenpapier.

I. Hauptwert	80,1°	Mittlere Variation	6,1°
II. „	180,0°	„ „	17,1°

D-Versuche: Eine weiße Scheibe steht im Schatten einer Fläche aus gefettetem Seidenpapier.

I. Hauptwert	202,4°	Mittlere Variation	10,6°
II. „	246,0°	„ „	15,5°

Man sieht, daß die bei direkter Beobachtung vorgenommenen Einstellungen (Hauptwerte II) sich von den der objektiven Gleichheit der Scheiben entsprechenden Lochfarbengleichungen (Hauptwerte I) außerordentlich stark unterscheiden. Das ist ein Zeichen dafür, daß nach Entfernung des Lochschirmes die beiden Scheiben sehr verschieden aussehen, obgleich sich an ihrer objektiven Beschaffenheit nichts geändert hat. Die beschattete weiße Scheibe erscheint jetzt nicht etwa wie die benachbarte „schwärzlichgrau“, sondern nahezu „weiß“. Mit anderen Worten: *Die beschattete weiße Scheibe bewahrt bei ihrer freien Betrachtung in weitgehendem Maße ihren Weißcharakter, und diese Tatsache tritt quantitativ und qualitativ relativ um so stärker zutage, je tiefer der Beschattungsgrad*

dunkelgrau; die sichtbare Seite des hinteren Schirmes kann mit Papier verschiedener Helligkeit bedeckt werden, da die Helligkeit dieses Papiere ohne Einfluß auf die Resultate ist.

¹ Genauere Anweisungen über Benutzung und Handhabung eines Lochschirmes stehen bei KATZ: Erscheinungsweisen, S. 37 ff.

² Die wiedergegebenen Zahlen bedeuten Weißsektoren, der übrige Teil der Scheibe besteht aus Tuschschwarz. Es bedeutet also 4,2 : „Die Scheibe auf K_1 besteht aus 4,2 weiß + 355,8° schwarz“.

gewählt wird. (Man bilde, um das zu erkennen, den Quotienten Wert II: Wert I bei den verschiedenen Graden der Beschattung.)

In deskriptiver Hinsicht ergeben sich weitgehende Ähnlichkeiten mit den früher besprochenen Versuchen, besonders mit den Versuchen über Beleuchtungsperspektive (oben S. 612). Vor allem ist hervorzuheben, daß die Einstellung der Lochfarbengleichung keine nennenswerte Mühe bereitet, daß dagegen die Einstellung bei freier Beobachtung außerordentlich große Schwierigkeiten bietet. Es ist in erster Linie schwer, von dem auf der beschatteten Scheibe liegenden Schatten zu abstrahieren, um die (tonfreie) *Qualität* der davon getroffenen Farbenfläche zu erfassen. Hat der Beobachter „sich diese Qualität zum Bewußtsein gebracht und etwa den Versuchsleiter veranlaßt, nach Maßgabe derselben die unbeschattete Scheibe zu ändern, so springt ihm nach Vollendung der Einstellung die große Eindringlichkeit der unbeschatteten Scheibe in die Augen. Indem die zwischen beiden Scheiben bestehende große Eindringlichkeitsdifferenz das Urteil beeinflusst, macht sich die Neigung geltend, die unbeschattete Scheibe weniger hell zu machen, als es nach der auf der (beschatteten) Scheibe erfaßten Qualität eigentlich erforderlich wäre. Man muß also die Versuchsperson besonders im Beginn der Versuche beständig dazu anhalten, nur die beobachteten *Qualitäten* für ihr Urteil bestimmend sein zu lassen und von der Eindringlichkeitsdifferenz beider Scheiben ganz abzusehen“ (Erscheinungsweisen, S. 165). — In der Tat kommt bei der freien Beobachtung der Scheiben — in vollster Analogie zu allen früher besprochenen Versuchen — niemals ein wirklich befriedigender Gleichheitseindruck zustande; man kann sich nur für eine qualitativ maximale Ähnlichkeit der Scheiben entscheiden.

Die individuellen Differenzen, die sich bei der Einstellung bei freier Betrachtung ergeben, sind nach meiner Erfahrung von ungefähr demselben Ausmaße wie bei den Versuchen über Beleuchtungsperspektive. Die Einstellungen fallen auch bei ein und demselben Beobachter bei verschiedenen Prüfungen verschieden aus. Das hängt u. a. sehr stark von der gerade vorhandenen inneren Verhaltungsweise des Beobachters ab. Je „kritischer“ oder besser je „subjektivistischer“ der Beobachter sich verhält, d. h. je mehr er seine Aufmerksamkeit auf das farbige Quale als solches konzentriert und sich von der schlichten, objektzugewandten Einstellung abwendet, um so weniger weicht die direkte Beobachtung von der Beobachtung mit dem Lochschirme ab. (Vgl. Erscheinungsweisen, § 18, S. 223ff.)

Photographische Aufnahmen des Grundversuches für Beschattung. KATZ hat einen instruktiven Vergleich zwischen der Funktionsweise des menschlichen Auges und der einer photographischen Kamera durchgeführt (Erscheinungsweisen, S. 179ff.). Er fotografierte die Scheiben, und zwar einmal, nachdem er sie bei Beobachtung durch einen Lochschirm einander gleichgemacht, — vgl. Abb. 207, I — dann, nachdem er sie bei direkter Betrachtung maximal ähnlich eingestellt hatte — vgl. Abb. 207, II.

In der Abb. 207, I sehen beide Scheiben wirklich gleich aus, beim Versuch (bei freier Beobachtung) erscheinen sie dagegen sehr verschieden: die *linke* als eine *beschattete weiße*, die *rechte* als *unbeschattete schwarze* Scheibe. Umgekehrt haben die Scheiben in der Abb. 207, II ein ganz verschiedenes Aussehen — die eine Fläche ist hellgrau, die andere dunkelgrau, — während sie dem Auge qualitativ gleich oder wenigstens maximal ähnlich erscheinen.

Der Belichtungsversuch. Dieser Versuch wird in ganz analoger Weise angestellt wie der Beschattungsversuch. An Stelle einer weißen Scheibe im Schatten wird eine schwarze im Sonnenlicht verwendet (Versuchstechnisches bei KATZ, Erscheinungsweisen, S. 175ff.). Das Grundresultat eines solchen Belichtungs-

versuches ist dem des Beschattungsversuches völlig analog: *So wie bei herabgesetzter Beleuchtung das Weiß und die ihm benachbarten Qualitäten am festesten ihren qualitativen Charakter bewahren, so gilt dies auch von der schwarzen Farbe und den ihr nahestehenden Qualitäten bei heraufgesetzter Beleuchtungsintensität.* Nur in deskriptiver Beziehung besteht ein Unterschied, ähnlich wie bei den Versuchen über Beleuchtungsperspektive. Ein stark beleuchtetes Weiß repräsentiert ein „ideales“ Weiß, ein Weiß von hoher Ausgeprägtheit; dagegen ist ein Schwarz dann am ausgeprägtesten, wenn es unter relativ schwacher Beleuchtung steht.

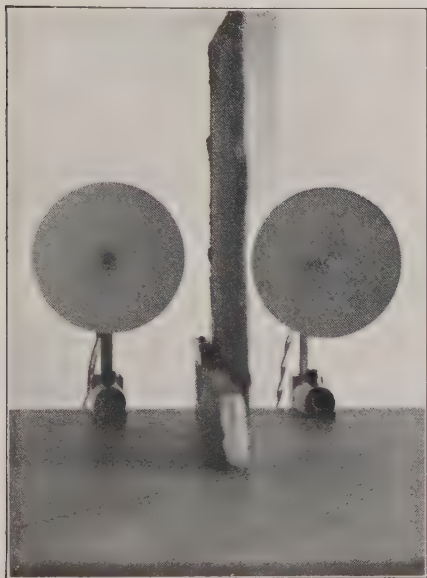


Abb. 207, I. *Nach eingestellter Lochfarben-Gleichung.*
Links: beschattete Scheibe (= 360° W). Rechts:
eine Scheibe aus 5° W, 5° Orange, 350° Schwarz¹.

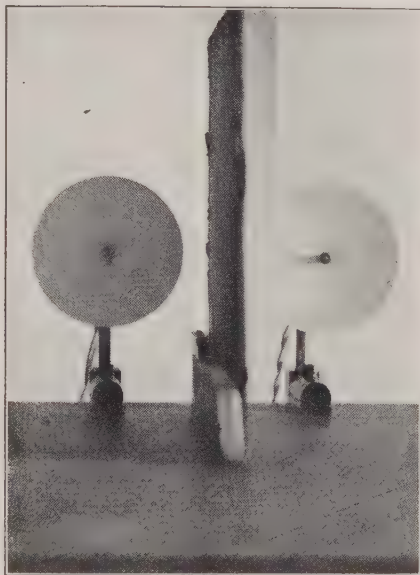


Abb. 207, II. *Nach eingestellter Gleichung bei freier Betrachtung.* Links: beschattete Scheibe (= 360° W).
Rechts: eine Scheibe aus 110° W, 5° Orange, 245° Schwarz.

6. Über den Einfluß gewisser Faktoren auf das Ergebnis des Grundversuches.

Hier seien einige für die Theorie der Farbenkonstanz nicht unwesentliche Beobachtungen darüber mitgeteilt, in welcher Weise die Ergebnisse des Beschattungsversuchs (oben S. 620) durch Abänderung der Beobachtungsbedingungen beeinflußt werden.

1. Der quantitative Unterschied zwischen der Lochfarbengleichung und der Einstellung bei freier Beobachtung *nimmt ab*, wenn man, wie KATZ zeigte, bei der Beobachtung eine geneigte Kopfhaltung annimmt oder wenn man die beiden Scheiben durch einen Spiegel betrachtet. Solche Beobachtungsbedingungen lassen nicht ohne weiteres erkennen, was, um mit HELMHOLTZ zu sprechen, in dem Eindruck der beschatteten Scheibe von der Beleuchtung und was von der Eigentümlichkeit der Scheibe selbst herrührt.

2. *Eine wesentliche Rolle spielt die Entfernung*, aus der man die Scheiben betrachtet und die Einstellungen vornimmt. Je weiter der Beobachter von der

¹ Man könnte fragen, weshalb hier ein chromatischer Zusatz (5° Orange) notwendig war. Dazu ist zu bemerken, daß die meisten „natürlichen“ Schatten eine geringe farbige Beimengung enthalten. (Bei Episkotisterversuchen fällt diese farbige Beimengung meistens fort.) Vgl. dazu KATZ: Erscheinungsweisen, S. 236ff., 394f.

Anordnung zurücktritt, um so weniger bleibt der Weißcharakter der beschatteten Scheibe erhalten, und um so weniger weicht das Sehen ohne Lochschirm von der Beobachtung mit dem Lochschirm ab. Bei ganz großen Entfernungen (7–8 m) kann der Unterschied nahezu verschwinden: beide Scheiben sehen dann auch bei freier Beobachtung gleich aus. Dagegen kann man, wie zuerst JAENSCH und E. A. MÜLLER¹ hervorhoben, die beschattete weiße Scheibe ideal „weiß“ sehen, wenn man (auch nur für einen Augenblick) den Kopf in den beschatteten Raum und in die Nähe der Scheibe bringt (vgl. dazu später S. 630ff. die sog. „Feldgrößensätze“).

3. *Einen nicht unbeträchtlichen Einfluß übt auch die Dauer der Beobachtung aus.* KATZ (Erscheinungsweisen, § 16, S. 198ff.) ergänzte die Anordnung des Beschattungsversuches durch eine tachistoskopische Einrichtung, und er ließ die beschattete (weiße) Scheibe bei 4 verschiedenen Expositionszeiten betrachten ($t_1 = 0,6$ sec, $t_2 = 1,1$ sec, $t_3 = 1,7$ sec, $t_4 = 3,4$ sec). Es ergab sich, daß die Einstellung bei freier Betrachtung um so weniger von der Lochfarbengleichung abweicht, d. h. daß *die beschattete Scheibe den Weißcharakter um so weniger energisch bewahrt, je kürzer die Betrachtungszeit ist.* Aber selbst bei einer Expositionszeit von 0,0017 Sekunden, die so kurz ist, daß eben noch eine Wahrnehmung der beschatteten Scheibe möglich ist, übertrifft der Eindruck der Scheibe an Weißlichkeit den entsprechenden Lochfarbeneindruck ganz beträchtlich.

4. *Monokulare Beobachtung ist für den zu beobachtenden Effekt beträchtlich ungünstiger als binokulare.* KATZ (Erscheinungsweisen, § 19, S. 229ff.) stellte fest, daß die beschattete weiße Scheibe weniger weiß aussieht, wenn man sie bei einer Expositionszeit von 3,4 Sekunden monokular statt binokular betrachtet². *Das binokulare Sehen hat demnach unter anderem die Funktion, das Wiedererkennen der Körperfarben beim Wechsel der Beleuchtung zu unterstützen.*

B. Das Verhalten tonfreier und getönter Farben der Sehdinge beim qualitativen Wechsel der Beleuchtung.

1. Versuche nach dem Prinzip des Grundversuches.

Methode. Will man eine (größere) Gesichtsfeldpartie einer *buntfarbigen* Beleuchtung aussetzen, so kann man die Anordnung des Grundversuches benutzen. Zu diesem Zweck wird die im Schatten des Schirmes befindliche Scheibe samt ihrer Umgebung durch die künstliche Lichtquelle *L* farbig beleuchtet (vgl. Schema oben S. 620), z. B. durch Gasglühlicht, vor welches man außerdem verschieden gefärbte Filter anbringen kann. Die andere Seite vom Schirm bleibt vom *Tageslicht* erleuchtet. Dabei wird natürlich die Buntfarbigkeit der Beleuchtung durch das diffuse Tageslicht abgeschwächt. Der Gang der Versuche ist ganz der gleiche wie beim Beschattungs- und Belichtungsversuch: Die während der Versuche unveränderliche Scheibe ist der farbigen Beleuchtung ausgesetzt. Die Aufgabe ist, auf dem benachbarten, nur dem Tageslicht ausgesetzten Kreisel durch passende Zusammenstellung der farbigen Sektoren eine Farbe von *gleicher Qualität* einzustellen; und zwar das eine Mal bei Verwendung eines Lochschirmes, das andere Mal bei freier Betrachtung.

Quantitative Resultate. Wir bringen wieder Zahlenbeispiele, einige von KATZ, andere aus *eigenen* Versuchen.

¹ JAENSCH u. E. A. MÜLLER: Über die Wahrnehmung farbloser Helligkeiten und den Helligkeitskontrast. Z. Psychol. **83**, 322 (1920).

² Den Einwand, diese Tatsache könnte mit der bereits von FECHNER konstatierten Aufhellung zusammenhängen, wie sie sich auch sonst beim binokularen Sehen im Vergleich mit monokularem zeigt, konnte KATZ theoretisch und experimentell entkräften.

Weiß Scheibe (=360° W) in rötlichgelber Beleuchtung einer Gasglühlichtlampe.
(Beispiel nach KATZ.)

Hauptwerte	I:	32°	Weiß,	42°	Gelb,	286°	Orange,	0°	Schwarz	
	„	II:	89°	„	89°	„	130°	„	52°	„

(1)

Weiß Scheibe mit Zusätzen von gelben und blauen Sektoren in rötlichgelber Beleuchtung einer Gasglühlichtlampe.

(Beispiele nach KATZ.)

Farbig beleuchtete Scheibe: 270° Weiß + 90° Gelb.

Hauptwerte	I:	19°	Weiß,	28°	Gelb,	313°	Orange,	0°	Schwarz	
	„	II:	63°	„	69°	„	169°	„	59°	„

(2)

Farbig beleuchtete Scheibe: 90° Weiß + 270° Gelb.

Hauptwerte	I:	0°	Weiß,	36°	Gelb,	324°	Orange,	0°	Schwarz	
	„	II:	10°	„	83°	„	231°	„	36°	„

(3)

Farbig beleuchtete Scheibe: 270° Weiß + 90° Blau.

Hauptwerte	I:	37°	Weiß,	54°	Gelb,	149°	Orange,	120°	Schwarz	
	„	II:	87°	„	93°	„	60°	„	120°	„

(4)

Farbig beleuchtete Scheibe: 90° Weiß + 270° Blau.

Hauptwerte	I:	22°	Weiß,	0°	Gelb,	36°	Orange,	302°	Schwarz,	0°	Blau
	„	II:	47°	„	0°	„	9°	„	289°	„	15°

(5)

Weiß und farbige Scheiben in roter Beleuchtung.

(Gasglühlichtlampe mit einer vorgesetzten Schicht roten Florpapiers.)

(Beispiele aus *eigenen* Versuchen.)

Weiß Scheibe (= 360° W) in roter Beleuchtung.

Hauptwerte	I:	87°	Weiß,	273°	Rot					
	„	II:	296°	„	64°	„				

(6)

Gelbe Scheibe (= 360° Gelb) in roter Beleuchtung.

Hauptwerte	I:	16°	Gelb,	64°	Rot,	280°	Schwarz			
	„	II:	120°	„	50°	„	190°	„		

(7)

Blaue Scheibe (= 360° Blau) in roter Beleuchtung.

Hauptwerte	I:	8°	Blau,	20°	Rot,	332°	Schwarz			
	„	II:	76°	„	14°	„	270°	„		

(8)

Grünliche Scheibe (= 190° Grün + 170° Gelbgrün) in roter Beleuchtung.

Hauptwerte	I:	21°	Weiß,	8°	Purpur,	331°	Schwarz,	0°	Gelbgrün	
	„	II:	39°	„	0°	„	208°	„	113°	„

(9)

Auch bei Versuchen mit buntfarbiger Beleuchtung zeigt sich — unter den gewählten Versuchsbedingungen — eine beträchtliche Farbenkonstanz, die in dem Unterschiede zwischen den Lochfarbengleichungen (Hauptwerte I) und den Einstellungen bei direkter Beobachtung (Hauptwerte II) zum Ausdruck kommt. Ist die buntbeleuchtete Scheibe weiß, so erleidet sie durch die farbige Lichtquelle objektiv eine starke Verfärbung (Beispiele 1 und 6), die besonders beim Beispiel 6 sehr groß ist; das zeigen die entsprechenden Lochfarbengleichungen. Bei direkter Beobachtung aber tritt diese Verfärbung sehr stark zurück, und die Scheibe läßt ihren Weißcharakter wieder ganz deutlich hervortreten. Das Analoge gilt für die farbigen Scheiben in der gewählten roten Beleuchtung. So erscheint z. B. eine gelbe (blaue, grüne) Scheibe als Lochfarbe entsprechend der (roten) Beleuchtungsfarbe stark verfärbt, sie läßt aber die Gelbe (die Bläue, die Grüne) mehr oder weniger stark hervortreten, sobald man zur freien Beobachtung übergeht (vgl. Beispiele 7, 8, 9).

Bei einigen Versuchen, bei denen eine weiß Scheibe mit Zusätzen von blauen Sektoren verwendet wurde (Beispiele 4 und 5) wirkt es, wie KATZ ausdrücklich

hervorhebt, „äußerst überraschend, daß die beleuchtete . . . Scheibe, durch den Doppelschirm betrachtet, dunkelbraun erscheint, dagegen bei direkter Betrachtung eine deutlich blaue Farbe aufweist“¹. Hier liegt also eine ausgesprochene Ähnlichkeit mit dem Ergebnis des oben S. 598 beschriebenen Photometerversuches von HERING vor. — Besonders hervorzuheben ist vielleicht die Tatsache, daß eine grüne Scheibe auch in roter, also in annähernd komplementärer Beleuchtung ihre „wirkliche“ Farbe stark hervortreten läßt (vgl. Beispiel 9), während dieselbe Scheibe, durch den Schirm betrachtet, überhaupt keine grüne Farbe zeigt.

In deskriptiver Hinsicht ergeben die Versuche mit buntfarbiger Beleuchtung etwas ganz analoges wie die Versuche über Beschattung und Belichtung tonfreier Farben. Auch hier kann man bei freier Betrachtung niemals eine vollständige Farbengleichung zwischen der farbig und der neutral beleuchteten Scheibe erzielen. Die Änderungen, die die farbigen Oberflächen durch buntfarbige Beleuchtung (z. B. durch das rötlichgelbe Licht einer Gasflamme) erfahren, sind so eigentümlich, daß es ganz unmöglich ist, die betreffenden Farbeindrücke auf einer dem gewöhnlichen Tageslichte ausgesetzten Kreisscheibe in ganz befriedigender Weise herzustellen. Darum bereiten auch die Einstellungen bei direkter Betrachtung in den meisten Fällen sehr große Schwierigkeiten, und darum nehmen sie bei vielen Beobachtern außerordentlich viel Zeit in Anspruch. Dementsprechend groß sind auch die persönlichen Differenzen, die man bei dem Hauptwerten II zu finden pflegt.

Der Unterschied zwischen den Lochfarbengleichungen und den Einstellungen bei freier Betrachtung der Scheiben ist nicht immer so groß, wie in den vorstehend angeführten Beispielen. KATZ hat im Zusammenhang mit seinem bald zu besprechenden „Zweizimmerversuch“ hervorgehoben, daß man *mittlere Sättigungsstufen der Beleuchtungsfarbe* verwenden müsse, wenn man quantitativ und qualitativ deutliche Resultate hinsichtlich der Erhaltung der Körperfarbe erhalten will. Das gilt auch für die Versuche, die wir eben behandeln. Man darf die der buntfarbigen Beleuchtung ausgesetzte Scheibe *nicht zu intensiv farbig* beleuchten, sonst erhält man wesentlich andere Ergebnisse; die Farbenkonstanz kann sogar ganz ausbleiben. Bei Versuchen, die ich selbst in dieser Richtung anstellte, fand ich, daß sowohl weiße wie auch buntfarbige Scheiben — bei sonst gleichen Bedingungen — *relativ um so weniger Farbenkonstanz zeigen, je gesättigter (von einem bestimmten Grade an) die Buntfärbung der Beleuchtung gewählt wird*². Ja, bei Verwendung intensiver, monochromatischer Filter³, die ich vor das Gasglühlicht vorsetzte, konnte ich den Unterschied zwischen der Lochfarbengleichung und der Einstellung bei freier Betrachtung ganz zum Verschwinden bringen. Und je geringer der Unterschied in quantitativer Hinsicht wird, um so geringer wird er auch in qualitativer. Dementsprechend bereitet bei hohen Intensitäten der Beleuchtungsfarbe die Einstellung bei freier Betrachtung kaum größere Schwierigkeiten als die Lochfarbengleichung.

¹ KATZ: Zbl. Physiol. **20**, 526 (1906).

² Ich änderte die Intensität der Beleuchtungsfarbe auf verschiedene Weise: einmal dadurch, daß ich den Gasbrenner statt mit einer mit mehreren Schichten farbigen Florpapieres umhüllte, ferner dadurch, daß ich intensivere Glas- oder Gelatinefilter vor das Gasglühlicht setzte, und schließlich dadurch, daß ich bei einem bestimmten Grade der Buntfärbung die Fenstervorhänge ein wenig zuzog, wodurch das diffuse Tageslicht die Buntfärbung der Beleuchtung weniger abschwächte.

³ Die in bezug auf Monochromasie weitaus besten Filter sind die sog. *Wrattenfilter*, die in verschiedener Größe von der Firma Kodak, Berlin, geliefert werden. Ich benutzte ein Rotfilter (Nr. 70) und ein Grünfilter (Nr. 74) aus der Schrift „Wratten Light Filters“ Eastman Kodak Company, Rochester, 1925.

Scheinen nicht danach weiße und farbige Scheiben in buntfarbiger Beleuchtung sich wesentlich anders zu verhalten als etwa weiße Scheiben in herabgesetzter Beleuchtung? Bei dem Beschattungsversuch haben wir ja gesehen, daß eine weiße Scheibe relativ um so energischer ihren Weißcharakter bewahrt, je tiefer sie beschattet wird. Nun scheinen aber die analogen Versuche in buntfarbiger Beleuchtung keine entsprechende Gesetzmäßigkeit zu ergeben. Sie berechtigen jedenfalls nicht zu dem Satze, daß die Farbenkonstanz quantitativ um so ausgeprägter wird, je intensiver (in beliebig starkem Maße) die Beleuchtungsfarbe gewählt wird. — Dazu ist folgendes zu sagen: Jene Gesetzmäßigkeit vom Verhalten einer weißen Körperfarbe bei zunehmender Beleuchtungsherabsetzung ist nur innerhalb bestimmter Beschattungsgrade gefunden worden. Es könnte also sein, daß sie in analoger Weise auch bei buntfarbiger Beleuchtung gilt, sofern man verhältnismäßig geringe Sättigungsgrade der Beleuchtungsfarbe verwendet. Geeignet sind aber für unsere Versuche überhaupt nur niedere und mittlere Sättigungsgrade; *man darf, wenn man deutliche Farbenkonstanzphänomene erzielen will, nicht beliebig gesättigte Beleuchtungsfarben wählen*. Man bedenke, daß schon gewöhnliches Gasglühlicht objektiv sehr starke Verfärbungen der Körperoberflächen hervorruft und daß dabei unter geeigneten Bedingungen überraschende Farbenkonstanzphänomene auftreten (man vgl. die S. 625 angegebenen Beispiele 1 und 5 und beachte die S. 626 herangezogene Bemerkung von KATZ über das überraschende Umschlagen von Braun in Blau in Analogie zu dem Ergebnis des HERINGSchen Photometerversuches). Man bedenke ferner, daß eine Umhüllung des Gasglühlichtes mit *einer einzigen Schicht* roten Florpapieres unter geeigneten Bedingungen genügt, um zwischen der Lochfarbengleichung und der Einstellung bei freier Beobachtung solche Unterschiede zu bedingen, wie in unserem Beispiele 6: Hauptwert I = 87° Weiß, 273° Rot; Hauptwert II = 296° Weiß, 64° Rot¹. *Wir dürfen uns also nicht wundern, daß die relative Beständigkeit des Farbentones überhaupt aufhört, wenn man die Beleuchtungsfarbe zu intensiv macht*². Ich möchte aber auch hier die Bemerkung nicht unterlassen, daß nach meiner Erfahrung *auch bei geeigneten Sättigungsgraden der Beleuchtungsfarbe* die Farbentonkonstanz quantitativ geringer ist als die bei Änderungen der Beleuchtungsstärke.

Auch KAILA³, der Versuche mit buntfarbiger Beleuchtung bei Verwendung bunter Spiegel anstellte, warf die Frage auf, ob die von KATZ gefundene Gesetzmäßigkeit, daß die Konstanz weißlicher Körperfarben um so ausgeprägter ist, je mehr die Beleuchtung herabgesetzt wird, auch für Farben in bunter Beleuchtung in analoger Weise gilt. KAILA glaubt, daß sie im allgemeinen auch hier besteht, freilich „mit einer überaus merkwürdigen Ausnahme“. Und diese *Ausnahme* betreffe diejenigen Fälle, in denen Beleuchtungsfarbe und Objektfarbe einander *komplementär* sind. Hier bestünde keine Analogie zu dem Verhalten tonfreier Farben bei quantitativen Änderungen der Beleuchtung, und es bestünde demnach ein auffallender Unterschied hinsichtlich des Ausmaßes der Farbenkonstanz „je nachdem, ob die Beleuchtungsfarbe und die Objektfarbe komplementär oder nichtkomplementär sind.“ (Dem quantitativen Unterschiede entspreche auch ein qualitativer.) Aus diesem Grunde sucht KAILA auch theoretisch diejenigen Fälle, in denen Beleuchtungsfarbe und Objektfarbe einander

¹ Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß die Intensität der Beleuchtungsfarbe durch das diffuse Tageslicht abgeschwächt war.

² Schon allein aus diesem Grunde konnten neuerdings KRAUSS und BOCKSCH (zitiert später S. 661), die bei verschiedenen Versuchen viel zu intensiv bunte Beleuchtungen benutzten, keine deutlichen Phänomene der Farbentonkonstanz erhalten.

³ KAILA, E.: Gegenstandsfarbe und Beleuchtung. Psychol. Forschg 3, 18ff. (1923).

komplementär sind, von den sonstigen Fällen zu trennen. Die Versuche von KAILA sind indessen in phänomenologischer Hinsicht unter sehr speziellen Versuchsbedingungen angestellt, und es fragt sich daher, ob und in welchem Maße man aus ihnen bestimmte allgemeine Gesetzmäßigkeiten aufstellen kann. KAILA selbst ist hierin recht vorsichtig. Bei Versuchen, die ich nach dem Prinzip des hier in Rede stehenden Grundversuches angestellt habe, fand ich nicht den von KAILA betonten Unterschied zwischen komplementären und nicht komplementären Konstellationen. Ich konnte nur die dargelegte allgemeine Beeinflussung der Resultate durch die Intensität der Beleuchtungsfarbe feststellen.

Neuerdings hat KRAVKOV¹ behauptet, man könnte nicht allgemein sagen, daß buntfarbige Scheiben in bunter Beleuchtung den Charakter ihrer Eigenfarbe mehr oder weniger stark hervortreten ließen. Die Beleuchtungsfarbe bewirke vielmehr eine subjektive Veränderung der Körperfarben in der Richtung, „die der Zumischung der der Beleuchtungsfarbe komplementären Farbe entspricht“. KRAVKOV nimmt an, „daß die uns als bunte Beleuchtungsfarbe sichtbare Farbe in unserem Sehapparat eine zu dieser Beleuchtungsfarbe komplementäre (also die Beleuchtungsfarbe neutralisierende) Farbe hervorruft, welche sich allen anderen im bunt beleuchteten Räume vorhandenen Körperfarben beimischt“. — Es ist mir gerade nach der Annahme, die Beleuchtungsfarbe werde „zentral neutralisiert“, nicht ganz klar, weshalb nicht die sog. Eigenfarbe der Sehdinge stärker zu ihrem Rechte kommen soll. Aber abgesehen davon, sind die Versuche von KRAVKOV, die nach einem dem Grundversuch von KATZ ähnlichen Prinzip angestellt waren, weder quantitativ noch qualitativ hinreichend eindeutig ausgefallen, um etwas Sicheres zu folgern. Seine Versuche ermöglichen auch deshalb keine allgemeinen Schlüsse, weil KRAVKOV die Versuche nur mit einer einzigen (dazu noch hochgesättigten) bunten Beleuchtung (rot) anstellte, weil er ferner auf der „normal“ beleuchteten Seite seiner Versuchsanordnung an Stelle von Tageslicht „das Licht einer gewöhnlichen elektrischen Birne (benutzte), welche das ganze Versuchszimmer beleuchtete“. Er verglich also Körperfarben in hochgesättigter bunter Beleuchtung mit solchen, die sich nicht in einer neutralen, sondern in einer ebenfalls getönten, wenn auch weniger gesättigten Beleuchtung befanden. Unter solchen Bedingungen sind aber wirklich deutliche Phänomene der Farbenkonstanz nicht zu erzielen. Um sie zu gewinnen, *muß* — abgesehen davon, daß, wie wir schon sagten, die buntfarbige Beleuchtung nicht zu intensiv sein darf — *die Vergleichsscheibe*, d. h. die nicht der buntfarbigen Beleuchtung ausgesetzte Scheibe, *vom Tageslicht getroffen werden*. Man darf die Verfärbung nicht unterschätzen, welche die Gegenstände schon durch unsere gewöhnlichen künstlichen Lichtquellen objektiv erfahren. Daß man es vielfach tut, scheint gerade eine Folge der innerhalb bestimmter Grenzen vorhandenen Farbenkonstanz zu sein.

Es darf in diesem Zusammenhange auf das sog. *Agelinduslicht* — einen „Tageslicht-Apparat“ der „Aktiengesellschaft für Elektrizitätsindustrie“ (Berlin) — hingewiesen werden, das einen hochwertigen Ersatz für Tageslicht bildet. Ich hatte Gelegenheit, dieses „künstliche Tageslicht“ als „normale“ Beleuchtung bei Versuchen über Farbenkonstanz (nach dem Prinzip des Grundversuchs) zu verwenden, und ich fand, daß es, verglichen mit den gewöhnlichen künstlichen Lichtquellen, sich sehr gut bewährt. Aber selbst bei diesem Licht waren die Phänomene der Farbentonkonstanz nicht im selben Maße deutlich wie bei Verwendung wirklichen Tageslichtes auf der „normal“ beleuchteten Seite.

2. Der Zweizimmerversuch. Episkotisterversuche.

Der Zweizimmerversuch. Bei diesem Versuch hat KATZ das von HERING angegebene Prinzip des Doppelzimmers in Anwendung gebracht (Erscheinungsweise, S. 270 ff.). Wir geben den Versuch wörtlich wieder:

„In der Verbindungstür zweier Zimmer (Abb. 208) befindet sich eine so große Öffnung *O*, daß man, in dem einen derselben stehend, das andere überblicken kann, wenn man den Kopf in diese Öffnung bringt. Zimmer I wird durch eine Gasflamme (Schnittbrenner) erleuchtet. An der Wand desselben befindet sich eine große *weiße* Scheibe *A* (Hauptscheibe), die als Prüfungsobjekt dient. Der Beobachter befindet sich in dem vom Tageslicht erleuchteten Zimmer II, in dem dicht neben *O* ein Farbenkreis mit der Vergleichsscheibe *B* aufgestellt ist. Der Beobachter blickt zunächst durch das Loch eines . . . Schirmes *S*, der so aufgestellt

¹ KRAVKOV, S. W.: Über die Richtung der Farbentransformation. Psychol. Forschg 10, 20ff. (1927).

ist, daß das Loch zu nahezu gleichen Teilen von Flächenstücken der Scheiben *A* und *B* erfüllt scheint. Damit kein Unterschied des Farbentons, der Helligkeit oder der Sättigung zwischen *A* und *B* bleibt, muß *B* für mich selbst folgende Einstellung erhalten [Lochfarbengleichung]: $B = 162^\circ$ Gelb, 198° Orange.

Dieser Wert gibt ohne weiteres zu erkennen, welchen Eindruck die Hauptscheibe *A* machen würde, wenn sie in einem qualitativ und intensiv normal beleuchteten Raum dieselbe Strahlung in das Auge senden würde wie unter den jetzt vorhandenen Umständen. Stecke ich nun den Kopf in die Öffnung *O*, so blickt *A* ganz beträchtlich an Sättigung ein. Versuche ich, indem ich *A* von *O* aus, *B* von *L* aus betrachte, wieder (bei binokularer Betrachtung), eine Gleichung zwischen *A* und *B* herzustellen, so muß ich *B* etwa folgende Einstellung geben, um der Gleichheit des farbigen Eindruckes von *A* und *B* möglichst nahe zu kommen. Einstellung bei freier Beobachtung: $B = 157^\circ$ Gelb, 47° Orange, 156° Weiß.

Wurde im Zimmer I die bunte Beleuchtung dadurch erzielt, daß der Gasbrenner mit einem Bogen „gesättigter bunter Gelatine“ umhüllt wurde, so erhielt KATZ folgende Wertpaare:

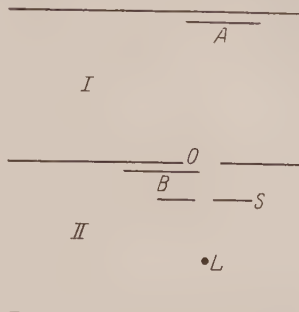


Abb. 208. (Erklärung im Text.)

Scheibe *A* = 360° Weiß.

Rote Beleuchtung:

Lochfarbeneinstellung $B = 360^\circ$ Rot
Einstellung bei direkter Betrachtung . . $B = 335^\circ$ Rot 25° Weiß

Grüne Beleuchtung:

Lochfarbeneinstellung $B = 360^\circ$ Grün
Einstellung bei direkter Betrachtung . . $B = 323^\circ$ Grün 37° Weiß

Blaue Beleuchtung:

Lochfarbeneinstellung $B = 360^\circ$ Blau
Einstellung bei direkter Betrachtung . . $B = 327^\circ$ Blau 33° Weiß

Auch hier ist der Unterschied zwischen der Lochfarbengleichung und der Einstellung bei freier Beobachtung noch recht erheblich. Aber er ist bei weitem nicht so groß, wie in den S. 625 angegebenen Beispielen, die bei Versuchen nach dem Prinzip des Grundversuchs gewonnen wurden. Das dürfte wohl daran liegen, daß hier die Buntfärbung der Beleuchtung schon zu intensiv war.

In ganz entsprechender Weise lassen sich Versuche anstellen, bei denen die Scheibe *A* buntfarbiges Licht aussendet, welches dem Lichte der Beleuchtung annähernd komplementär ist. KATZ hat einige solche Versuche mit einer blauen Scheibe im rötlichgelben Lichte einer Gasflamme durchgeführt, und er fand, daß die blaue Scheibe die Blaukomponente deutlich hervortreten ließ, wenn sie direkt betrachtet wurde, während sie, durch den Lochschirm gesehen, kein Blau erkennen ließ. Weitere Versuche, die KATZ mit einer grünen Scheibe in roter und mit einer roten Scheibe in grüner Beleuchtung anstellte, ergaben, daß der Eindruck grüner und roter Farbflächen in komplementärer Beleuchtung zwar auch vorhanden ist, aber nicht mit der Deutlichkeit, mit der Blau in komplementärer Beleuchtung erscheint. Wenn ich recht verstanden habe, meint KATZ das Blau in der rötlichgelben Beleuchtung des Gaslichtes, also in einer Beleuchtung, deren Buntfärbung nicht so intensiv ist. Die rote und grüne Beleuchtung dagegen erzielte KATZ durch Umhüllen des Gasbrenners mit „gesättigter bunter Gelatine“. Nach meiner Erfahrung sind auch hier die Deutlichkeitsunterschiede, die KATZ erwähnt, durch die verschiedene Intensität der Beleuchtungsfarbe verursacht worden. Wir selbst haben ja (oben S. 625, Beispiel 9) gesehen, daß eine grüne Scheibe auch in roter Beleuchtung ihre Grünqualität in relativ weitem Umfange bewahren kann, wenn das Rot der Beleuchtung nicht zu intensiv ist.

Daß alle Einstellungen, die ohne Lochschirm vorgenommen werden, auch bei diesen Versuchen keine vollständigen subjektiven Gleichungen darstellen, braucht nach allem, was wir bisher über die Einstellungen bei freier Beobachtung gesagt haben, nur erwähnt zu werden. Die Scheibe *A* samt dem übrigen Zimmerinventar wird in buntfarbiger Beleuchtung, die Scheibe *B* dagegen in Tagesbeleuchtung gesehen, und die Einstellungen auf *B*, die bei direkter Betrachtung vorgenommen werden, besagen nur, daß sie relativ am besten den Farbeindruck von *A* treffen. KATZ hat in bezug auf alle Farbenerlebnisse, die man in einem Gesichtsfelde deutlich bunter Beleuchtung erhält, folgenden Satz aufgestellt: „Innerhalb eines qualitativ normal beleuchteten Gesichtsfeldes wird man vergeblich Farbeindrücke herzustellen versuchen, die denen in jeder Beziehung gleichen, welche wir in buntfarbig beleuchteten Gesichtsfeldern antreffen.“ (Erscheinungsweisen, S. 274.)

BÜHLER (Handbuch, S. 112) vertauschte im KATZschen Zweizimmerversuch die Beleuchtungen, so daß sich der Beobachter im farbig und die Scheibe *A* im nichtfarbig beleuchteten Raum befand. Unter solchen Umständen wird der Beobachtungseffekt natürlich umgekehrt. Von 0 aus gesehen, erscheint die weiße Scheibe *A* weiß, durch den Lochschirm betrachtet dagegen farbig verändert, und zwar im Kontrastsinne zur Beleuchtungsfarbe im Zimmer II. — Über einen ähnlichen Umkehrungsversuch werden wir später zu berichten haben, da solche Versuche, richtig ausgelegt, für das theoretische Verständnis der Farbenkonstanz von großer Bedeutung sind.

Episkotisterversuche. Hier seien noch Versuche erwähnt, bei denen der Eindruck einer farbigen Beleuchtung mittels eines bunten Episkotisters hervorgerufen wird.

KATZ (Erscheinungsweisen, S. 338ff.) verwendete als Episkotister verschiedenfarbige rotierende Pappscheiben, die stets eine Öffnung von 180° hatten. Dahinter, in passender Entfernung, war eine Scheibe von verschiedener bunter Färbung aufgestellt, die, durch den Episkotister binokular betrachtet, zusammen mit den neben ihr erscheinenden Partien des Versuchsraumes überblickt werden konnte. Auf einer benachbarten Scheibe, die nicht durch den Episkotister gesehen wurde, sollte eine Farbe von gleicher Qualität eingestellt werden, welche die hinter dem Episkotister liegende Scheibe zeigte. Die Gleichheitseinstellung erfolgte wieder einmal bei Verwendung eines Lochschirmes, ein anderes Mal bei direkter Betrachtung.

Solche Versuche ergaben analoge Resultate wie die bisher besprochenen Versuche mit buntfarbiger Beleuchtung: *Mit dem Überblick über die Anordnung geht der Einfluß der Farbe der Episkotisterfläche zurück, und es gewinnt die Farbe der durch den Episkotister gesehenen Scheibe stärkeren Einfluß.* Bei diesen Versuchen ist der Eindruck, „daß das hinter dem Episkotister Liegende in bunter Beleuchtung erscheint, nicht so deutlich wie dann, wenn das ganze Gesichtsfeld von einer buntfarbigen Beleuchtung getroffen wird. Die bunte Farbe der Episkotisterfläche liegt mehr so auf den Objekten wie ein „Schatten“ auf einer weißen oder ein „Licht“ auf einer schwarzen Oberfläche liegt. „Dieser Eindruck ist besonders deutlich bei Komplementärfärbung von Episkotister und der hinter ihm liegenden Scheibe. Ist der Episkotister blau, die Scheibe gelb, so bezeichnete ein Beobachter die Farbe der Scheibe als gelbliches Hellgrau.“ Zuweilen liegt darüber „ein blauer Hauch, von dem schwer zu sagen ist, ob er als Schatten auf der Scheibe liegt oder Oberflächenfarbe ist. Es kommt auch vor, daß der blaue Hauch in zwei Fingerbreite vor der Scheibe zu liegen scheint.“ Ähnliches wird beobachtet, wenn die Farben von Episkotister und Scheibe vertauscht werden.

C. Die Feldgrößensätze.

So verschieden die Beobachtungen und Versuche waren, die wir bisher besprachen, so zeigten sie doch alle in übereinstimmender Weise, daß die geschilderten Phänomene der Farbenkonstanz nur dann zustande kommen, wenn die

Beleuchtungsverhältnisse, unter denen die zu vergleichenden Farbflächen stehen, möglichst vollständig und frei überblickt werden. Alles, was diesen Überblick unmöglich macht oder behindert — gleichviel ob das durch irgendwelche äußeren Versuchsumstände geschieht (Lochschirm, monokulare Beobachtung, sehr kurze Beobachtungsdauer usw.) oder durch innere Verhaltensweisen (objektabgewandte Einstellung auf „reine Optik“) — läßt die geschilderten Farbenkonstanzphänomene nicht aufkommen oder macht sie weniger prägnant.

Mit zu den wichtigsten Bedingungen, bei denen unmittelbare Beleuchtungseindrücke und damit auch prägnante Erscheinungen der Farbenkonstanz auftreten, gehört, daß eine in dieser oder jener Art beleuchtete Partie der Außenwelt als möglichst groß und reich gegliedert erscheint. Befindet sich, wie z. B. beim Beschattungsversuch, ein Ausschnitt der Umgebung unter herabgesetzter Beleuchtung, so ist es für das Zustandekommen deutlicher Farbenkonstanzphänomene wichtig, daß wir den beschatteten Bezirk unter einem möglichst großen Gesichtswinkel, d. h. also mit einem möglichst großen Netzhautgebiet, betrachten. Diese Gesetzmäßigkeit kam bereits in der oben S. 623 f. besprochenen Tatsache zum Ausdruck, daß die Ergebnisse des Beschattungsversuches in weitgehendem Maße von der Entfernung abhängen, aus welcher die Einstellung auf qualitative Gleichheit der Scheiben erfolgt. Wir sahen, daß mit dem Zurücktreten des Beobachters von der Anordnung, wodurch der beschattete Bezirk unter einem kleineren Gesichtswinkel erscheint, der Eindruck der herabgesetzten Beleuchtung undeutlicher wird und daß damit auch die Farbenkonstanz (die Erhaltung des Weißcharakters der beschatteten Scheibe) zunehmend nachläßt¹.

Die Gesetzmäßigkeit, wonach bei Zunahme der wahren Größe (der Größe des Netzhautbereiches) eines abweichend beleuchteten Sehfeldbezirkes die Phänomene der Beleuchtungsabweichung und der Farbenkonstanz an Prägnanz zunehmen, bezeichnet KATZ als *Feldgrößensatz I. Ordnung*. Unter dem *Feldgrößensatz II. Ordnung* dagegen versteht KATZ die gleiche Gesetzmäßigkeit, wenn nur die scheinbare Größe (Gleichbleiben der Größe des Netzhautbereiches) eines abweichend beleuchteten Sehfeldbezirkes zunimmt. Ist z. B. innerhalb eines Gesichtsfeldbezirkes die Beleuchtungsstärke herabgesetzt, so nimmt man die Beleuchtungsabweichung um so deutlicher wahr, je größer und reicher gegliedert der Teil der Außenwelt ist, der innerhalb jenes Bezirks (aus entsprechend größerer Entfernung) überschaut wird.

Beide Feldgrößensätze hat KATZ durch interessante Beobachtungen mit durchsichtigen Rauchgläsern und buntfarbigen Gelatineplatten, sowie bei Verwendung bunter Spiegel gesichert (Erscheinungsweisen, S. 313 ff., 348 ff.). Zur Demonstration dieser Sätze eignen sich auch Versuche mit negativen Nachbildern, und zwar gestaltet sich besonders wirkungsvoll folgender Nachbildversuch zum Nachweise der Gültigkeit des Feldgrößensatzes II. Ordnung (Erscheinungsweisen, S. 346): Man erzeugt sich durch längere Betrachtung einer bunten Vorlage ein negatives Nachbild und projiziert es aus verschiedener Entfernung am besten auf eine hellgetünchte, mit verschiedenen Gegenständen ausgestattete Wand. Bei Projektion aus größeren Entfernungen ist die Ausdehnung des Nachbildes scheinbar größer als bei Projektion aus kleineren. Je scheinbar größer nun das Nachbild

¹ Das Analoge gilt für Versuche, bei denen die eine der zu vergleichenden Scheiben einer buntfarbigen Beleuchtung ausgesetzt wird (Erscheinungsweisen, S. 344). Für die Demonstration der hier in Betracht kommenden Gesetzmäßigkeit bei buntfarbiger Beleuchtung eignet sich vorzüglich auch der oben S. 628 ff. behandelte Zweizimmerversuch. Die Größenänderung des bunt beleuchteten Bezirks erfolgt dadurch, daß der Beobachter seine Entfernung von der Öffnung der Verbindungstür ändert.

ist, um so mehr tritt seine eigene Farbe zurück, man gewinnt den Eindruck einer Beleuchtungsänderung innerhalb des Nachbildbezirkes, und es kommen die Eigenfarben der Wand mehr und mehr zur Geltung.

Numerische Bestimmungen hat KATZ nur zu dem *Feldgrößensatz I. Ordnung* vorgenommen, und zwar hauptsächlich mit Hilfe geeigneter Episkotisterversuche. Diese verliefen nach folgendem Prinzip: in variabler Entfernung (0,5—7 m) vor einem mit Tuschwarz überzogenen Episkotister (Öffnung = 10°) sitzt der Beobachter. Er blickt durch den Episkotister auf eine Kreiselscheibe von 360° Weiß, die in einem bestimmten Abstand, z. B. in einem Abstand von 200 cm, hinter dem Episkotister aufgestellt ist. Neben dieser Scheibe befindet sich eine zweite (die Vergleichsscheibe), die nicht durch den Episkotister, sondern direkt gesehen wird. Durch die Wahl passender Hintergründe lassen sich für beide Scheiben gleiche Kontrasteinflüsse erzielen. Der Beobachter hat die Aufgabe, auf der Vergleichsscheibe ein Gemisch aus Schwarz und Weiß einzustellen bis zur Gleichheit (maximalen Ähnlichkeit) des Eindruckes mit der durch den Episkotister gesehenen Scheibe. Tabelle 4 zeigt die Weißwerte der Vergleichsscheibe, die für die

Gewinnung des Gleichheitseindruckes erforderlich sind, wenn der Beobachter aus einer Entfernung von 7 m bis auf 0,5 m an den Episkotister schrittweise herankommt.

Tabelle 4 lehrt im Sinne des Feldgrößensatzes I. Ordnung, daß die durch den Episkotister gesehene weiße Scheibe um so energischer ihren Weißcharakter bewahrt, je näher der Beobachter an den Episkotister herantritt, d. h. je größer der Gesichtswinkel oder der Netzhautbereich wird, mit dem er durch den Episkotister blickt. Die subjektive Verweißlichung der Scheibe beginnt bei 4 m Entfernung besonders stark anzusteigen, und sie steigt dann ununterbrochen weiter¹.

Interessant sind dabei die Änderungen des phänomenalen Tatbestandes, die der Beobachter beim Herankommen an den Episkotister erlebt.

Bei Betrachtung aus größeren Entfernungen sieht man die Scheibe hinter dem Episkotister *dunkelgrau und in die Ebene des Episkotisters lokalisiert*; bei Betrachtungen aus kleineren Entfernungen dagegen rückt die weiße Scheibe — und oft plötzlich, unvermittelt — *hinter* die Episkotisterscheibe; es tritt eine „*Tiefensonderung*“ (BÜHLER) ein, und jetzt erscheint die Kreiselscheibe „*weiß*“ oder „*weißlich-grau*“; die Episkotisterscheibe aber scheint ihr vorgelagert zu sein „wie ein dunklerer Schleier oder Nebel von mehr oder weniger ausgeprägter Raumhaftigkeit...“ Dabei scheint dieser Schleier nicht genau in der Ebene des Episkotisters zu liegen, sondern beträchtlich näher nach der durch ihn gesehenen Kreiselscheibe.

In weitgehendem Maße analoge Ergebnisse fand KATZ bei Versuchen, bei denen buntfarbige Episkotister und buntfarbige Kreiselscheiben miteinander kombiniert wurden. (Erscheinungsweisen, S. 342ff.) Wie bei den Versuchen mit tonfreiem Episkotister tritt auch hier das hinter dem Episkotister Liegende mit seiner Farbe stärker hervor, je näher der Beobachter an den Episkotister herankommt.

¹ Es kommt auch vor, daß der Anstieg am Schluß langsamer verläuft.

Tabelle 4.
Episkotisteröffnung = 10° . Die konstant gehaltene Scheibe von 360° Weiß befindet sich 200 cm hinter dem Episkotister. Bino-
kulare Beobachtung.

Entfernung des Beobachters vom Episkotister in m	Weißwerte der Vergleichsscheibe ° W
7	30,6
6	32,5
5	36,5
4	44,1
3	52,7
2	65
1,5	76,3
1	94
0,5	108,2

THEA CRAMER¹ untersuchte die Frage nach der Beziehung des Zwischenmediums — worunter sie die Erscheinungsweise des leeren Raumes zwischen den Sehdingen versteht — zu den Erscheinungen der Farbenkonstanz. Sie fand, daß das Ausmaß der Farbenkonstanz zu der Erscheinungsweise des Zwischenmediums in einer ganz bestimmten Beziehung steht, und zwar: *die Farbenkonstanz nimmt ab, wenn die Deutlichkeit des Zwischenmediums steigt*. Alle Versuchsbedingungen dagegen, „*die auf eine Steigerung der Farbenkonstanzphänomene hinwirken, veranlassen auch, daß das Zwischenmedium sich entfärbt und sich der wasserhellen Erscheinungsweise nähert*“.

Man könnte nun zunächst vielleicht denken, das Resultat von TH. CRAMER harmoniere nicht mit der Behauptung von KATZ, daß man einen unmittelbaren Eindruck von der herrschenden Beleuchtung haben müÙte, um prägnante Farbenkonstanzphänomene zu erzielen. In Wirklichkeit liegt keine Diskrepanz vor, eher sogar eine Bestätigung der KATZschen Beobachtungen, insbesondere eine Ergänzung zu dem FeldgröÙensatz I. Ordnung: Wenn man beim Beschattungsversuch den Kopf in den beschatteten Raum und in möglichst große Nähe der beschatteten Scheibe bringt, so erscheint, wie wir schon oben S. 624, entsprechend dem Befunde von JAENSCH und MÜLLER, sagten, die Scheibe absolut „weiß“; *die Farbenkonstanz ist also dann eine „ideale“*. Das kommt, ganz im Einklange mit dem FeldgröÙensatz I. Ordnung, daher, daß jetzt das *ganze Gesichtsfeld gleichförmig* beleuchtet ist, und wir nicht mehr wie bei Betrachtung aus größeren Entfernungen in der Lage sind, ein „vor dem Weiß liegendes Dunkel“ zu sehen; das Zwischenmedium scheint vielmehr „wasserhell“ zu sein. Der Eindruck des „vorgelagerten Dunkels“ tritt erst auf, wenn man sich von der Anordnung etwas entfernt (der Weißcharakter der Scheibe leidet jetzt), und jenes Dunkel verdichtet sich bei weiterem Zurückgehen in steigendem Maße, bis schließlich jede „Tiefensonderung“ aufhört und der vorgelagerte Schatten völlig mit der Ebene der Scheibe und ihrer Umgebung verschmilzt. Jetzt sieht man die beschattete Scheibe schwärzlich-grau, annähernd in der gleichen Qualität wie die benachbarte, dem vollen Tageslicht ausgesetzte Scheibe, und man gewinnt jetzt den Eindruck, daß *beide* Scheiben in einem *gleichförmig* beleuchteten Raume stehen, dessen Beleuchtung keine sinnlich anschauliche Qualität zeigt.

In Zusammenhang mit dem FeldgröÙensatz I. Ordnung und zugleich mit den genannten Feststellungen von TH. CRAMER und den von JAENSCH und MÜLLER lassen sich auch gewisse Beobachtungen bringen, über die MARZYNSKI² berichtete. MARZYNSKI fand, daß, wenn die Beleuchtung im *gesamten* Raume gleichförmig herabgesetzt wird, die (tonfreie) Farbenkonstanz beträchtlicher ist als dann, wenn die Beleuchtung um den gleichen Betrag nur in einem (größeren) *Teil* des Gesichtsfeldes, wie z. B. beim Beschattungsversuch, herabgesetzt wird. In jenen Fällen spricht MARZYNSKI von *totaler*, in diesen von *partieller* Transformation (= Farbenkonstanz)³. Auch bei der totalen Farbenkonstanz treten bestimmte Veränderungen in dem Aussehen der Körperfarben ein, wenn man die Beleuchtung sehr stark herabsetzt, z. B. in der Dämmerung, aber bei der partiellen Farbenkonstanz treten die Veränderungen schon auf, wenn die Beleuchtung nur

¹ CRAMER, THEA: Über die Beziehung des Zwischenmediums zu den Transformations- und Kontrasterscheinungen. Z. Sinnesphysiol. **54**, 215 ff. (1922).

² MARZYNSKI, G.: Zitiert auf S. 614.

³ Unter Transformation versteht MARZYNSKI den Vorgang, durch den die bei Wechsel der Beleuchtung eintretenden Phänomene entstehen. Der Ausdruck Transformation, der sich an die Theorie von KATZ anlehnt, wird später verständlich. Hier wollen wir einfach von totaler und partieller Farbenkonstanz sprechen.

in einem geringen Grade herabgesetzt wird¹. Und nur bei der partiellen Farbenkonstanz, nicht aber bei der totalen, verursacht die Lichtentziehung, daß sich ein „Schatten“ oder ein „Dunkel“ über die zu betrachtende Farbfläche — z. B. eine weiße Scheibe — legt, unter dem oder durch den hindurch man noch die „wirkliche“ weiße Farbe der Scheibe sehen kann. Nur bei der partiellen Farbenkonstanz tritt also ein deutliches Zwischenmedium im Sinne von TH. CRAMER auf.

Anhang: „Sichtbarkeit der Beleuchtung“ und das Problem des „Hintereinander im Sehraume“.

Man muß bei unbefangener Beobachtung der Phänomene den erwähnten Erklärungen von KATZ, MARZYNSKI und CRAMER zustimmen, daß man beim Beschattungsversuch die Eigenfarbe eines Sehdinges, z. B. das Weiß einer Scheibe, „durch ein vorgelagertes Dunkel hindurch“ sehen kann. Der Schatten hat hier in der Tat das Eigentümliche, daß er sich in der Wahrnehmung von der Oberfläche der Scheibe trennt. Wir sehen ihn als ein für sich existierendes raumhaftes Dunkel, welches *vor* der Scheibe liegt, *dahinter* aber sehen wir das Weiß der Scheibe. Die Möglichkeit, die Eigenfarbe eines Sehdinges durch eine andere Farbfläche von mehr oder weniger ausgeprägter Raumhaftigkeit „hindurch“ zu sehen, fanden wir ferner bei den verschiedenen Episkotisterversuchen. Hier wird — unter geeigneten Bedingungen — durch eine florartig durchsichtige, aber als geschlossen erscheinende Farbfläche eine dahinter befindliche und ebenfalls als geschlossen erscheinende Fläche in ihrer Eigenfarbe gesehen; so z. B. kann die durchsichtige Episkotisterscheibe annähernd schwarz, die hindurchgesehene Scheibe annähernd weiß erscheinen.

Durch solche Beobachtungen wurde man vor ein viel behandeltes Problem gestellt, vor die Frage nach der Möglichkeit eines „Hintereinander im Sehraume“. Können denn, so wurde gefragt, zwei *geschlossene* Farbflächen *hintereinander* im strengen Sinne „gesehen“ werden, oder handelt es sich bei der Geschlossenheit der hintereinander erscheinenden Farbflächen nur um eine Art Wahrnehmungsillusion? Anders gesagt: Kann in ein und derselben Sehrichtung mehr als *eine* Farbe gleichzeitig erscheinen?

HELMHOLTZ und HERING scheinen ursprünglich in der Annahme einig gewesen zu sein, daß es unter bestimmten Bedingungen ein strenges und simultanes Hintereinander gibt. HELMHOLTZ führt verschiedene Kontrastversuche an, bei denen er das Hintereinander von Farben beobachtete (Optik 2, S. 242f.); und in mancher Hinsicht ähnliche Erscheinungen dürfte auch HERING gemeint haben, wenn er z. B. bei der Beschreibung aufliegender Lichter und Schatten von einer „Spaltung der Empfindung“ sprach². „Gesetzt, die Schatten oder Lichter fallen auf farbiges Papier, so sehen wir das Papier farbig und *darauf* oder *davor* ein Dunkles oder Helles. Oder es liegt ein blaues Licht auf einer weißen Fläche, so sehen wir ein Weißliches *hinter* einem aufliegenden blauen Hellen“ (HERING). Auch bei einer Besprechung des Glanzes und besonders bei einer Erörterung der binokularen Farbmischung (a. a. O.) erwähnt HERING analoge Phänomene.

¹ Totale und partielle Farbenkonstanz lassen sich deshalb nicht ganz vergleichen, weil, wie MARZYNSKI selbst betont, bei der totalen Farbenkonstanz das Auge sich an die Beleuchtung adaptiert, bei der partiellen hingegen nicht. Doch lassen sich analoge Verschiedenheiten auch auf die vorhin erwähnte Art konstatieren, daß man einmal den Kopf für einen Moment in den beschatteten Raum und unmittelbar in die Nähe der beschatteten Scheibe bringt, ein anderes Mal aus größerer Entfernung die Scheibe betrachtet.

² HERING: Hermanns Handb. d. Physiol. 3, 574.

Später aber hat HERING die Möglichkeit eines eigentlichen Farbenhintereinander entschieden bestritten und den Satz vertreten, daß Einheit der Farbe und Einheit der Sehrichtung zwangsweise miteinander verbunden seien. Er hielt ein streng simultanes Hintereinander von Kontrastfarben, wie es HELMHOLTZ beobachtet haben wollte, für unmöglich, und er erklärte, daß man bei sorgfältiger Einhaltung bestimmter Versuchsbedingungen, die bei HELMHOLTZ nicht erfüllt gewesen wären, weder die vordere noch die hintere Farbfläche geschlossen „sehen“ könnte. In Wirklichkeit seien von beiden Farbflächen nur kleine und kleinste Bruchstücke sichtbar, die mosaikartig *nebeneinander*, und nicht hintereinander, im Sehfeld liegen. Wohl aber gibt HERING die Möglichkeit zu, man könnte unter bestimmten Bedingungen die Bruchstücke der hinteren Farbfläche in eine größere Entfernung als die der vorderen lokalisieren und dabei jede Gruppe von Bruchstücken zu einer lückenlosen Farbfläche vorstellungsmäßig ergänzen¹.

Von neuen experimentellen Untersuchungen über das Problem nennen wir die von E. R. JAENSCH², F. SCHUMANN³, H. HENNING⁴ und W. FUCHS⁵. Danach, und ganz besonders auf Grund der Versuchstatsachen von FUCHS, *darf heute wohl als sichergestellt gelten, daß Bedingungen existieren, unter denen es ein simultanes Hintereinander von Farbeindrücken gibt*. FUCHS geht von der „gestalt-psychologischen“ Betrachtungsweise von MAX WERTHEIMER aus, der auch die Bedingungen angab, „unter denen das gleichzeitige Hervortretenlassen von zwei hintereinander befindlichen Gestalten im Bewußtsein besonders leicht erreicht werden kann“⁶. Es zeigte sich, *daß ein strenges Farbenhintereinander dann zu sehen ist, wenn man das Durchsichtige und das Hindurchgesehene als zwei getrennte, phänomenal in sich geschlossene Gestalten erfaßt*. Unter solchen Bedingungen kann eine homogen gefärbte Fläche durch eine andere, auch komplementär gefärbte, hindurch gesehen werden, und zwar *erscheinen* — bei gutem Gelingen des Versuches — *beide Farbflächen als lückenlos geschlossene Gebilde*. Um aber eine möglichst prägnante gestaltliche Trennung der vorderen und hinteren Fläche und damit auch das Hintereinander der Farbeindrücke zu erzielen, müssen irgendwelche Teile der einen Farbfläche die Konturen der anderen seitlich überragen. Wenn hingegen das Durchsichtige und das Hindurchgesehene in Fläche und Kontur sich vollständig decken (wie etwa bei den späteren Untersuchungen HERINGS [Lichtsinn, S. 231 ff.]), dann wird eine gestaltliche Trennung der Felder und damit auch das gleichzeitige Hintereinandersehen unmöglich. Aber auch sonst fallen die Beobachtungen nicht immer in der gleichen Weise deutlich aus: Zwischen prägnanten Fällen, in denen ein strenges Hintereinander vorliegt, und solchen, in denen die vordere Fläche an der sehrichtungsgleichen Stelle unterbrochen erscheint, so daß nur *eine* Farbe sichtbar bleibt, kommen je nach der äußeren Reizkonstellation und bei derselben Reizkonstellation je nach der inneren Verhaltungsweise des Beobachters sehr verschiedene und in deskriptiver Hinsicht eigentümliche Übergänge vor. Sie sind von FUCHS (a. a. O.) genau beschrieben und untersucht worden.

Daß der Eindruck von zwei Flächen hintereinander sich nur dann einstellt, „wenn die Zweiheit gewisse Stützen hat“, nahm auch BÜHLER (Handbuch, S. 45) an. Grundbedingung für das Hintereinander ist nach ihm, daß *„die Erregungen, welche zu je einer von*

¹ Eine genaue Entwicklungsgeschichte des Problems bringt F. SCHUMANN: Die Dimensionen des Sehraumes. Z. Psychol. **86**, 258ff. (1921). Hier nähere Literaturangaben.

² JAENSCH, E. R.: Die Raumwahrnehmung des Auges. Z. Psychol., Erg.-Bd. **6**, Kap. 6 (1911).

³ SCHUMANN, F.: Z. Psychol. **86**, 264ff. (1921).

⁴ HENNING, H.: Ein optisches Hintereinander und Ineinander. Z. Psychol. **86**, 144ff. (1921).

⁵ FUCHS, W.: Experimentelle Untersuchungen über das simultane Hintereinandersehen auf derselben Sehrichtung. Z. Psychol. **91**, 145ff. (1922).

⁶ SCHUMANN, F.: Z. Psychol. **86**, 270 (1921).

den beiden Flächen gehören, ... irgendwie zusammenschießen und im Zusammenhang sich gegenseitig tragen“. Aber BÜHLER hielt HERINGS These von der Einheit der Farbe in jeder Sehrichtung für ein „Axiom“, zwar nicht für ein Axiom der Phänomenologie, wohl aber für „ein Axiom der genetischen, physiologischen Analyse“. Um nun diesen Grundsatz nicht preisgeben zu müssen und doch das Sehen geschlossener Farbflächen hintereinander theoretisch verständlich zu machen, versuchte es BÜHLER mit einer „physiologischen“ Hypothese, der „Mosaikhypothese“ (Handbuch, S. 45ff.), wonach „die einheitliche Netzhaut ... unter gewissen Bedingungen ... wie zwei mosaikartig ineinander geschobene Rezeptoren“ funktionieren soll. Indessen hat schon KATZ¹ auf die völlige Unwahrscheinlichkeit dieser Hypothese hingewiesen.

Ganz regelmäßig ist das gemeinte Hintereinander im Sehraume als vorhanden anzunehmen, wenn man, wie es JAENSCH und SCHUMANN tun, die Lehre vertritt, daß der sog. „leere“ Raum auch am hellen Tage durch einen raumhaften Gesichtseindruck von mehr oder weniger großer sinnlicher Deutlichkeit im Bewußtsein repräsentiert ist². JAENSCH³ spricht von einem Zwischenmedium, das je nach der Beleuchtung farblos oder verfärbt erscheinen kann und dessen sinnlich anschaulicher Charakter von speziellen äußeren Bedingungen sowie von dem Verhalten des Beobachters abhängt. Er fand, daß der Eindruck des Zwischenmediums sich verstärkt, d. h. nicht mehr „glasklar“ ist, wenn durch irgendwelche Anlässe die Aufmerksamkeit einer in der Luft befindlichen Stelle zugewandt wird anstatt den abschließenden Wänden, ferner wenn der Beobachter Blickbewegungen ausführt. SCHUMANN⁴ nimmt einen Gesichtseindruck *sui generis* an, eine sog. „Glasempfindung“, die am hellen Tage zwar im gewöhnlichen Sinne farblos aber unter geeigneten Bedingungen, z. B. bei besonders plastischen Eindrücken im Stereoskop, sich mit dem Charakter einer gewissen Kompaktheit einstellt; für gewöhnlich soll sie mit geringerer Deutlichkeit auftreten. In dieser letzteren Form soll die Glasempfindung „dem unbestimmten Eindruck, den wir bei heller Tagesbeleuchtung vom leeren Raume haben ... zugrunde liegen“.

Es gehört nicht zu unserer Aufgabe, die Fragestellungen und Beobachtungen von JAENSCH und SCHUMANN im einzelnen zu erörtern und darzulegen, worin sich die Anschauungen dieser Autoren berühren und worin sie voneinander abweichen. Wir wollten nur auf den engen Zusammenhang zwischen bestimmten Beleuchtungsphänomenen und den hier nur anhangsweise erwähnten Problemen der Raumwahrnehmung hinweisen.

Die Untersuchungen von KATZ waren nicht direkt auf die Erforschung des genannten Zusammenhangs gerichtet. Ihm kam es nur darauf an, zu betonen, daß Stärke und Art der Beleuchtung *unmittelbar wahrgenommen* und nicht, wie etwa HELMHOLTZ annahm, erschlossen werden.

Dieser phänomenologische Befund von der Sichtbarkeit der Beleuchtung fand eine gewisse Stütze in der von H. KRÜGER⁵ experimentell erwiesenen Tatsache, daß eine *deutliche Differenz zwischen der Unterschiedsempfindlichkeit für Beleuchtungen und der für Objektfarben besteht*. KRÜGER, der drei verschiedene Methoden verwendete — die des direkten Vergleiches, die Wiedererkennungsmethode und die Methode der Veränderungsschwelle —, fand allgemein, „daß es schwieriger ist, Unterschiede von Beleuchtungseindrücken zu erkennen, als verschiedene Helligkeiten von Objektfarben wahrzunehmen“. Er faßt seine einzelnen Er-

¹ KATZ: Psychol. Forschg 5, 174 (1924).

² Auch BÜHLER ist hier zu nennen. Mit seinen Anschauungen werden wir uns aber erst später zu beschäftigen haben.

³ JAENSCH, R.: Zitiert auf S. 635.

⁴ SCHUMANN, F.: Die Repräsentation des leeren Raumes im Bewußtsein. Eine neue Empfindung. Z. Psychol. 85, 224ff. (1920).

⁵ KRÜGER, H.: Über die Unterschiedsempfindlichkeit für Beleuchtungseindrücke. Z. Psychol. 96, 58ff. (1924).

gebnisse folgendermaßen zusammen: „1. Bei direktem Vergleich: Die Unterschiedsempfindlichkeit für Beleuchtungseindrücke ist hier bei weitem geringer als die für Helligkeiten tonfreier Farben. 2. Beim Wiedererkennen: Im Gegensatz zum Einprägen von tonfreien Farben ist es sehr schwer, sich einen bestimmten Beleuchtungseindruck zu merken und ihn als solchen wiederzuerkennen. 3. Bei Bestimmung der Veränderungsschwelle: Trotz relativ günstiger Stellung der Beleuchtungsempfindlichkeit gilt auch hier der Satz, daß Helligkeitsänderungen von Objektfarben besser als Beleuchtungsänderungen bemerkt werden.“

D. Indirektes Sehen und Farbenkonstanz.

Versuche, die KATZ mit verschiedenen hellen und verschiedenen stark beleuchteten (in verschiedener Entfernung von der Lichtquelle aufgestellten) tonfreien Papierflächen *im indirekten Sehen* durchführte (Erscheinungsweisen, § 27, S. 282 ff.), ergaben, daß die verschieden hellen und verschieden stark beleuchteten Papiere „bei Betrachtung mit der Netzhautperipherie als gleich hell angesprochen werden, während sie bei Betrachtung mit zentralen Teilen der Netzhaut wegen der Lichtperspektive (vgl. oben S. 612 ff.) als verschieden hell und verschieden stark beleuchtet erkannt werden“. Es zeigte sich ferner, daß die Wahrnehmung von Beschattung und Belichtung fortfällt, wenn man mit erheblich peripheren Teilen der Netzhaut (etwa 30° Exzentrizität) beobachtet. Doch ist es nicht möglich, genau anzugeben, bei welcher Exzentrizität der Beobachtung der Eindruck völlig verschwindet, daß es sich um zwei unter verschiedenen Beleuchtungen stehende Oberflächen handelt. Nur soviel darf als sicher gelten, daß, wenn gleich exzentrische Stellen der oberen und unteren Netzhauthälfte geprüft werden, *die oberen Netzhauthälften sich leistungsfähiger in der Auffassung von Beleuchtungsverhältnissen erweisen als die unteren*. (Ähnliche Differenzen zwischen temporalen und nasalen Partien der Netzhautperipherie konnte KATZ nicht feststellen.)

Ganz allgemein läßt sich sagen, daß *die Erscheinungen der Farbenkonstanz bei parazentralem Sehen bedeutend schwächer sind als bei zentralem¹ und daß sie bei einem bestimmten Grade der Exzentrizität der Beobachtung ganz verschwinden*.

IV. Wie stehen die geschilderten Befunde zur Theorie von HERING? Die neue Wendung des theoretischen Gesichtspunktes bei KATZ.

Wir haben S. 605 ff. gesehen, wie HERING, die „psychologische“ Theorie von HELMHOLTZ ablehnend, versucht hatte, die Farbenkonstanz im wesentlichen als Äußerungen einer elementaren, „rein physiologisch“ bedingten Reaktionsweise des Organismus zu verstehen. Er tat es in der Annahme, daß die Erscheinungen der Farbenkonstanz in erster Linie Spezialeffekte von Kontrast- und Adaptationsvorgängen sind. KATZ wiederum glaubt, eine „psychologisch“ zentrierte Auslegung der Farbenkonstanz geben zu müssen, und zwar deshalb, weil er einerseits die „rein physiologische“ Natur des Kontrastes und der Adaptation im Sinne HERINGS anerkennt, andererseits aber findet, daß man die Farbenkonstanz weder in deskriptiver noch in kausalgenetischer Hinsicht auf HERINGS physiologische Regulierungsvorrichtungen zurückführen kann.

In der Tat hat HERING dem Pupillenspiel, dem Kontraste und der Adaptation bei der Beschreibung und Erklärung der Farbenkonstanz zu viel zugemutet.

„Man mutet ihnen wohl zuviel zu,“ führt KATZ (Erscheinungsweisen, S. 369–370) aus, „wenn sie bewirken sollen, daß ein Gegenstand von tonfreier oder bunter Farbe bei starker (wenn auch nicht sehr starker) tonfreier oder bunter Beleuchtungsänderung dieselbe Wirkung

¹ Dieses Resultat erzielten auch JAENSCH u. MÜLLER: Z. Psychol. 83, 328 ff. (1920).

oder annähernd dieselbe Wirkung auf das Auge ausübt. Ein solcher Effekt der Anpassungsvorrichtungen wäre nicht einmal als erwünscht zu bezeichnen; denn er würde den Beleuchtungswechsel ganz oder doch nahezu ganz kompensieren und damit unwahrnehmbar machen. Der Annahme einer so beträchtlichen Wirkung der Anpassungsvorrichtungen würde durchaus widersprechen, was wir beständig erleben, daß wir nämlich nicht nur die tonfreie oder bunte Beleuchtungsänderung selbst wahrnehmen, wenn sie nur eine gewisse Grenze überschreitet, sondern daß wir auch jederzeit tatsächlich über die gerade herrschende Beleuchtung recht gute Auskunft zu geben vermögen. Jener Annahme HERINGS würden weiter alle die in ihrer Tatsächlichkeit doch nicht bestreitbaren Änderungen der Farben selbst entgegenstehen, die erst als Folgen von Änderungen der Beleuchtungsstärken und -arten möglich sind. . . .“

Wir müssen diesen Ausführungen völlig zustimmen. Es ist auch nicht schwer zu zeigen, daß die besprochenen experimentellen Befunde sich nicht auf die Anpassungsvorrichtungen HERINGS zurückführen lassen. Wir greifen im folgenden die wichtigsten Tatsachen heraus.

Zunächst verweisen wir mit BÜHLER auf die *Episkotisterversuche*: „Eine schwarze Episkotisterscheibe mit weißem Hintergrund und eine gewöhnliche MAXWELLSche Scheibe mit schwarzem und weißem Sektor seien ihrer Strahlungsstärke nach vollkommen gleich, also auch von gleicher Wirksamkeit auf die Mechanismen des Pupillenspiels und der Hell-Dunkeladaptation. Wird die eine von ihnen grau, die andere dagegen weiß hinter schwarzem Flor gesehen, so liegt die Erhaltung dieses Weiß und Schwarz außerhalb des Machtbereiches jener Mechanismen.“ (BÜHLER: Handbuch, S. 101.) Hinzuzufügen ist, daß auch die Kontrastverhältnisse bei den KATZschen Versuchen für die durch den Episkotister gesehene und die unverdeckte Scheibe von annähernd gleicher Wirksamkeit waren.

Die gleichen Überlegungen gelten auch für die *Versuche am Nuancierungsapparat*, also für Versuche mit anomaler Orientierung der Oberflächen (oben S. 617f.): Da beide Platten aus gleicher Entfernung betrachtet werden und da ihr gegenseitiger Abstand sehr klein ist, müssen sich für Pupillengröße und Adaptation völlig gleiche, in erster Linie von der Helligkeit des Gesamtraumes abhängende Verhältnisse einstellen. Da ferner die nähere Umgebung der Platten quantitativ und qualitativ das gleiche Licht aussendet, so kann es auch hier nicht Kontrast sein, was die eine Platte „weiß“, die andere „schwarz“ erscheinen läßt. HERING selbst hat darum diese Erscheinung lediglich für die Wirkung „sekundärer“ Faktoren (der Lokalisationsweise) angesehen.

Auch bei den messenden *Versuchen über Beleuchtungsperspektive* (oben S. 612ff.) bestand eine unveränderte „Stimmung des Auges“, und waren die Kontrastverhältnisse für die entfernte und die nahe Scheibe gleich gemacht worden.

Denken wir schließlich an die *Ergebnisse des Grundversuchs*, gleichviel ob es sich dabei um quantitative (Beschattung) oder qualitative Abweichungen der Beleuchtung handelte. Eine Entwicklung der adaptativen Umstimmung kommt hier, wie schon KATZ bemerkte, bei dem schnellen Wechsel der Beobachtung zwischen der beschatteten oder der farbig beleuchteten und der vom Tageslicht getroffenen Seite nicht in Betracht¹. — [Was das Pupillenspiel betrifft, so läßt sich der Grundversuch über Beschattung und Belichtung auch „mit einer künstlichen, dicht vor das Auge gebrachten Pupille, die dem Licht stets die gleiche Durchtrittsöffnung gewährt, anstellen, ohne daß man eine wesentliche Änderung in den beobachteten Erscheinungen konstatieren könnte“. (Erscheinungsweisen, S. 369 Anm. 2.)]

Nun könnte man vielleicht denken, das Ergebnis des Grundversuches beruhe auf *Kontrast*. In bezug auf den Beschattungsversuch könnte man sagen, daß durch den schattenwerfenden Schirm *S* nicht nur die eine Kreisscheibe, sondern auch ihr Hintergrund beschattet wird, so daß der Hintergrund der beschatteten Scheibe objektiv dunkler ist als jener, der dem vollen Tageslicht ausgesetzt ist. Werden nun die beiden Scheiben mit Hilfe des Lochschirmes auf objektiv gleiche Helligkeit eingestellt, so müsse die beschattete Scheibe nach Entfernung des Lochschirmes infolge des Umgebungscontrastes weißlicher erscheinen, als die andere. (Eine analoge Überlegung ließe sich bei den Versuchen mit buntfarbiger Beleuchtung anstellen.) Man übersieht bei diesem Einwand, daß man sofort prüfen kann, ob der Kontrast eine auch nur annähernd so starke Verweißlichung (Verfärbung) der im beschatteten Raum (im buntbeleuchteten Raum) befindlichen Scheibe hervorbringen kann. Wir brauchen dazu nur jene kritische, wirklichkeitsfremde Sehweise zu verwirklichen, bei der die Scheiben zu Licht- und Farbfächen degradiert werden und in einem Helligkeits- bzw. Farbenverhältnis erscheinen, das dem physikalischen Strahlungsverhältnis entspricht. Eine solche Sehweise läßt die Kontrastverhältnisse unverändert, ja sie fördert sogar die Kontrastwirkung; sobald wir sie aber verwirklichen, sehen wir, daß die Effekte des Grund-

¹ Das Analoge gilt für den Zwei-Zimmerversuch.

versuches nicht auf Kontrast beruhen. — Im übrigen haben JAENSCH und E. A. MÜLLER¹ den Beschattungsversuch auch in der Weise angestellt, daß sie für den Hintergrund der beschatteten Scheibe sogar ein objektiv lichtstärkeres Papier nahmen als für den Hintergrund der dem vollen Tageslicht ausgesetzten Scheibe. Die Erscheinungen der Farbenkonstanz wurden dadurch nicht wesentlich beeinflusst, nur der quantitative Unterschied zwischen der Lochfarbengleichung und der Einstellung bei direkter Beobachtung wurde etwas geringer.

Ebensowenig kann Kontrast die Tatsache verständlich machen, daß die Erscheinungen der Farbenkonstanz beim Grundversuch quantitativ und qualitativ abnehmen und womöglich ganz verschwinden, wenn die Entfernung, aus der die Scheiben beobachtet werden, hinreichend groß wird (vgl. oben S. 623f.). Der Simultankontrast wirkt dabei sogar im entgegengesetzten Sinne, nämlich um so stärker, je weiter man sich von den dargebotenen Farbflächen entfernt². — Wie soll man schließlich durch Kontrast die Unterschiede erklären, die sich beim monokularen und binokularen Sehen, bei ganz kurzen und längeren Darbietungszeiten ergeben (vgl. oben S. 624)?

Was nun die „sekundären“ Faktoren HERINGS, insbesondere die *Gedächtnisfarben*, betrifft, so kommen auch sie für die Erklärung der Katzschen Befunde nicht in Betracht. KATZ schreibt ihnen überhaupt nur eine sekundäre Rolle zu, und er spricht ihnen, soweit seine messenden Versuche in Frage kommen, überhaupt jede Bedeutung ab. Er begründet dies mit Recht dadurch, daß eine Gedächtnisfarbe sich nur für solche Objekte ausbilden kann, die entweder von Natur aus eine bestimmte Farbe aufweisen (Blut, Kohle, Schnee usw.) oder die in gewisser Weise individuell bestimmt sind, etwa als dieser oder jener ganz bestimmte Gegenstand. Da nun aber die Papiere, die KATZ bei seinen Versuchen verwandte, weder individuell bestimmt, noch den Beobachtern von früher bekannt waren, weist KATZ die Möglichkeit ab, seine Resultate auf Gedächtnisfarben zurückzuführen.

Trotzdem ruht die positive Erklärung von KATZ ganz und gar auf der Annahme, daß die Erscheinungen der Farbenkonstanz „psychologisch“, durch Vorgänge „zentraler“ Natur empirischen Ursprungs bedingt sind. Aber mit seiner psychologisch zentrierten Auslegung stellt sich KATZ nicht etwa auf den Boden der HELMHOLTZschen Urteilstheorie. Daß es sich bei der Farbenkonstanz nicht um den Effekt irgendwelcher Erwägungen über die Beleuchtungsverhältnisse oder anderer Beurteilungen handelt, sondern um ein *Sehen* im strengen Wortsinne, darin schließt sich KATZ völlig den HERINGSchen Ausführungen an. Nur sieht er sich angesichts der Tatsache, daß seine Befunde nicht auf Pupillenspiel, Kontrast und Adaptation zurückgeführt werden können, gezwungen, die Erscheinungen der Farbenkonstanz für ein zentrales Umformungsprodukt, für eine Abänderung eines genetisch primären und einfacheren Sehens zu erklären.

Die positiven theoretischen Annahmen, die KATZ zur Erklärung der Farbenkonstanz macht, sind, wie wir schon S. 611 sagten, nur im Lichte eines weiteren Problems, des Problems der sog. „Erscheinungsweisen“ der Farben, zu verstehen. Darum ist es erforderlich, in den Hauptzügen darzulegen, was KATZ unter Erscheinungsweisen der Farben versteht.

V. Die Erscheinungsweisen der Farben und KATZ's Theorie der Farbenkonstanz.

1. Der Begriff der „Erscheinungsweise“ der Farben und der Begriff der „Reduktion“.

Ein und dasselbe Rot (Blau, Gelb usw.) kann uns einmal als Lochfarbe, ein anderes Mal als Farbe eines Papiers oder eines sonstigen Gegenstandes, ferner als Farbe einer durchsichtigen Gelatine oder einer in einem Glasgefäß

¹ JAENSCH u. MÜLLER: Z. Psychol. **83**, 282ff. (1920).

² Vgl. RÉVÉSZ: Z. Sinnesphysiol. **43**, 351 (1909). Ferner G. KATONA: Ebenda **53**, 173, Anhang (1921).

befindlichen Flüssigkeit erscheinen. KATZ spricht davon, daß das Rot (Blau, Gelb usw.) in diesen verschiedenen Fällen verschiedene „Erscheinungsweisen“ hat, und er meint damit zunächst die verschiedene Art und Weise, wie sich eine Farbe im Schraume darbietet, die verschiedene Art ihrer Lokalisation und Raumerfüllung. Diejenigen Momente aber, die dem Rot (Blau, Gelb usw.) unabhängig von seiner speziellen Erscheinungsweise als Lochfarbe oder als Farbe eines Papieres usw. zukommen, bezeichnet KATZ als die Momente des *Farbwertes* oder der *Farbmaterie*. Auf diese Weise gelangt er zur Abgrenzung verschiedener *Farbensysteme*, von denen jedes solche Farben umfaßt, die von verschiedener Farbmaterie aber von gleicher Erscheinungsweise sind. Er unterscheidet ein System von *Flächenfarben* (Beispiele: Lochfarben, Farben in den gebräuchlichen Farbmischapparaten usw.), ein System von *Oberflächenfarben* (Beispiele: Farben der meisten Körperoberflächen natürlicher und künstlicher Färbung), ein System *durchsichtiger Flächenfarben* (Beispiele: durchsichtige farbige Gelatine, farbiges Glas), ein System von *Raumfarben* (Beispiele: farbige Flüssigkeiten in einem Glasgefäß, besonders an Stellen, an denen man Gegenstände durch sie hindurchsieht). Wieder andere Erscheinungsweisen zeigen *gespiegelte Farben*, der *Glanz*, das *Leuchten* und das *Glühen*¹.

Unter den Farben heterogener Erscheinungsweise räumt KATZ den *Flächenfarben* eine *besondere Stellung* ein, denn durch passende Maßnahmen (Lochschirm) ist die Möglichkeit gegeben, Farben beliebiger Erscheinungsweise den einheitlichen Charakter der Flächenfarben zu verleihen; *man kann alle Farbeneindrücke mit Hilfe der Lochmethode in Flächenfarben (Lochfarben) überführen*. Diese Überführung in Flächenfarben bezeichnet KATZ als *vollständige Reduktion der Farbeneindrücke*, und er schreibt ihr nicht allein in deskriptiver, sondern auch in kausalgenetischer Hinsicht eine wichtige Bedeutung zu. Um das verstehen und würdigen zu können, geht man am besten von den Unterschieden aus, die KATZ zwischen den Flächen- und Oberflächenfarben statuiert.

2. Flächen- und Oberflächenfarben.

a) KATZ gibt zunächst einen Überblick über die Verschiedenheit der diesen Systemen angehörenden Farben in bezug auf die Art ihrer *Lokalisation* und *Raumerfüllung*. In dieser Hinsicht hebt er im wesentlichen *vier* charakteristische Unterschiede hervor.

Der *erste* betrifft die *Lokalisationsbestimmtheit*: Flächenfarben werden nicht mit der gleichen Bestimmtheit in eine genau angebbare Entfernung lokalisiert wie Oberflächenfarben.

Eine Oberflächenfarbe, z. B. die Farbe eines Papieres, „erscheint meist dort, wo wir die Oberfläche des Papieres sehen. Die Entfernung der Spektralfarbe von dem Betrachtenden kann nur mit einer gewissen Unbestimmtheit angegeben werden; damit soll aber nicht gesagt sein, daß sich die Entfernung der Spektralfarbe bei der gewöhnlichen Betrachtung fortwährend ändere, sie selbst also im Raume hin- und herschwanke“.

Mit der verschiedenen Lokalisationsbestimmtheit verknüpft sich ein *zweiter* Unterschied *hinsichtlich des Gefüges* und des *Zusammenhaltes*: Flächenfarben haben ein mehr lockeres Gefüge, Oberflächenfarben einen strafferen Zusammen-

¹ Es ist eine ebenso interessante wie subtile Aufgabe, die Mannigfaltigkeit dieser Eindrücke und die verschiedenen Übergänge zwischen ihnen nach rein phänomenologischen Gesichtspunkten zu beschreiben und zu ordnen. Eine Berücksichtigung der dabei in Betracht kommenden Probleme muß hier unterbleiben, weil sie über den Rahmen unserer Aufgabe hinaus führt; sie erfordert eine Erörterung fast aller Grundfragen der Raumwahrnehmung. Wir verweisen auf KATZ: Erscheinungsweisen, S. 6—35, ferner auf BÜHLER: Handbuch. S. 1—72, 157—173.

halt. (Mit aus diesem Grunde bezeichnet BÜHLER Flächenfarben als „Verdichtungsflächen“.)

„Das Papier hat eine Oberfläche, in der seine Farbe liegt. Die Fläche, in der die Spektralfarbe sich vor dem Beobachter durch den Raum erstreckt, besitzt nicht in dem gleichen Sinne eine Oberfläche. Man hat das Bewußtsein, verschieden tief in die Spektralfarbe eindringen zu können, während der Blick gezwungen ist, bei den Farben der Papiere in deren Oberfläche zu verweilen.“

Obgleich sowohl Flächen- wie auch Oberflächenfarben sich durch den Raum in zweidimensionaler, flächenhafter Weise erstrecken und ihn nach hinten abschließen, so liegt doch in der Art, wie diese Abschließung geschieht, ein weiterer, *dritter Unterschied: Flächenfarben* verlieren für gewöhnlich nicht einen *wesentlich frontalparallelen Charakter*, *Oberflächenfarben* dagegen können *jede beliebige (afrontale) Orientierung* zur Blickrichtung gewinnen, je nach der Orientierung der Körperoberfläche, in der sie liegen. Und daraus resultiert ein *vierter Unterschied: Flächenfarben* sind stets in einer *wesentlich ebenen Fläche* lokalisiert, *Oberflächenfarben* aber können alle Krümmungen der Körperoberflächen mitmachen, sie zeigen darum weitgehend auch deren Struktur und Körnung.

Um eine deutliche Vorstellung von dem Unterschied zwischen Flächen- und Oberflächenfarben zu gewinnen, muß man zunächst die *Extreme* beachten: Betrachtet man im Hellen einen Körper mit matter Oberfläche, die das Licht diffus reflektiert, dann erhält man den prägnanten Eindruck einer Oberflächenfarbe; betrachtet man denselben Körper durch einen passend angebrachten Lochschirm, dann hat die entsprechende Lochfarbe den ausgesprochenen Charakter einer Flächenfarbe. *Im allgemeinen aber kommen zwischen Flächen- und Oberflächenfarben alle möglichen Übergänge vor*, die z. B. schon bei unscharfer Akkommodation, bei (namentlich monokularer) Betrachtung der Körper aus größerer Entfernung, ferner beim Sehen in der Dämmerung usw. zustande kommen.

b) *Nur das helladaptierte Auge, nicht aber das dunkeladaptierte vermag prägnante Oberflächenfarben wahrzunehmen.* Das erklärt sich daraus, daß das dunkeladaptierte Auge dem helladaptierten an Sehschärfe weit unterlegen ist¹ und daß eine Herabsetzung der Sehschärfe die Deutlichkeit der Oberflächenstruktur der Objekte beeinträchtigt. Hiernach ist anzunehmen, „daß die *Schöpfung ausgeprägter Oberflächenfarben, wenn auch nicht allein durch den Zapfenapparat, so doch für gewöhnlich unter seiner Mitwirkung zustande kommt*“ (Erscheinungsweisen, S. 261). Ferner kommt in Betracht, worauf G. E. MÜLLER² hinweist, daß eine optische Erscheinung an und für sich um so mehr zu der Erscheinungsweise der Flächenfarben und zum Raumhaften tendiert, je näher sie, wie bei der Dunkeladaptation, ihrer Intensität nach dem subjektiven Augengrau steht.

Auch diejenigen Farbeneindrücke, die im *Hellen* vorwiegend durch die Stäbchen vermittelt werden, also auch die (bei helladaptiertem Auge) *im indirekten Sehen auftretenden Farbeneindrücke stehen* — wenigstens unter bestimmten Bedingungen — *hinsichtlich ihrer Erscheinungsweise den Flächenfarben nahe*. Man überzeugt sich davon, wenn man, den Blick etwa auf die Himmelsfläche gerichtet, irgendein Objekt, z. B. ein Papierstückchen, von der Peripherie her ins Gesichtsfeld einführt: die Farbe des Papierstückchens zeigt, bis es nahezu zentral gesehen wird, ganz oder nahezu den Charakter einer Flächenfarbe. KATZ behauptet deshalb, daß das *Netzhautzentrum in erster Linie dazu berufen scheint, „uns die Wahrnehmung von ausgeprägten Oberflächenfarben zu ermöglichen“* (vgl. dazu auch später S. 651).

Die im indirekten Sehen ausgelösten Farbeneindrücke besitzen den Charakter der Flächenfarben nur dann nicht, wenn sie in innerer, gestaltlicher Bindung

¹ BLOOM, S. u. S. GARTEN: Vergleichende Untersuchung der Sehschärfe des hell- und des dunkeladaptierten Auges. Pflügers Arch. **72**, 408 (1907).

² MÜLLER, G. E.: Zur Theorie des Stäbchenapparates und der Zapfenblindheit. Z. Sinnesphysiol. **54**, 140 (1923).

mit zentral gegebenen Farbeindrücken stehen. So z. B. gewinnt man, wenn man die Mitte einer größeren Oberfläche fixiert, den Eindruck, daß die *ganze* Fläche, auch ihre peripher gesehenen Partien, im wesentlichen die Erscheinungsweise einer Oberflächenfarbe haben. Unter solchen Bedingungen machen sich bestimmte Angleichungen gestaltgesetzlicher Natur geltend (GELB¹, FUCHS²). Mit Erfahrungseinflüssen hat das, wie noch KATZ glaubte, nichts zu tun. Die Erregung einer seitlichen Netzhautpartie bedeutet eben in physiologischer Hinsicht etwas anderes, je nachdem ob die betreffende retinale Partie für sich isoliert, stückhaft, erregt wird, oder ob die Erregung derselben in gestaltlicher Bindung mit der Erregung anderer, in diesem Falle zentraler Partien, erfolgt³.

c) Neben den unter a) genannten deskriptiven Unterschieden in bezug auf Lokalisation und Raumerfüllung schreibt KATZ den Flächen- und Oberflächenfarben einen verschiedenen Erkenntniswert zu: Oberflächenfarben bedeuten farbige Qualitäten eines Objektes, und zwar repräsentieren sie „unveränderlich gedachte farbige Qualitäten von Gegenständen“, wogegen Flächenfarben *nicht in dem gleichen Sinne auf eine Gegenständlichkeit als ihren Träger hinweisen* und dementsprechend auch keine festen farbigen Qualitäten darstellen. Eine Lochfarbe kann aus verschiedenen Gründen gerade diese bestimmte Farbe sein, und sie erscheint nur als „ebenes oder raumfüllendes Quale“ (HERING). Betrachten wir etwa eine Kreisscheibe durch einen Lochschirm, und ändert sich irgendwie die Belichtung der Scheibe, dann erscheint auch die Lochfarbe entsprechend dem Beleuchtungswechsel verändert. Aber gerade deshalb spricht KATZ den Flächenfarben fast jede Bedeutung für das Wiedererkennen farbiger Verhältnisse der Außenwelt ab. Er erklärt: „Die Trennung in Beleuchtung und Beleuchtetes, die notwendigerweise eine feste Farbe, die beleuchtete, voraussetzt, fällt bei den Flächenfarben ganz weg;“ nur durch Vermittlung der Oberflächenfarben erhielten wir bei unbefangener Betrachtung der Gegenstände ein Bewußtsein von der Stärke und der Art der herrschenden Beleuchtung. „Fehlt die Gegenständlichkeit, der eine feste Farbe als Eigenschaft zuzuschreiben wäre, so fehlt auch die Möglichkeit, an dem farbigen Eindruck so etwas wie eine Beleuchtung herauszuheben. Ist andererseits mit Deutlichkeit eine Gegenständlichkeit gegeben, so stellt sich auch in zwingender Weise die Auffassung ein, daß dieser Gegenständlichkeit eine bestimmte *Beleuchtung* zukommt. Oberflächenfarbe und Beleuchtung scheinen mir ebensowenig — oder, wenn man will, ebensosehr — voneinander trennbar zu sein wie die Vorstellung einer Fläche von der Vorstellung der Entfernung dieser Fläche“ (Erscheinungsweisen, S. 374).

Phänomene der Farbenkonstanz, die an die anschaulich gegebene Trennung in Beleuchtung und Beleuchtetes gebunden sind, gibt es demzufolge nach KATZ nur im System der Oberflächenfarben; bei den Flächenfarben fallen sie weg. Damit gewinnt aber auch die Reduktion der Farbeindrücke durch den Lochschirm für KATZ eine Bedeutung, die über die reine Deskription der Farbphänomene hinausgeht.

¹ GELB, A.: Über den Wegfall der Wahrnehmung von Oberflächenfarben. In „Psychologische Analysen hirnpathologischer Fälle“, herausgeg. von A. GELB u. K. GOLDSTEIN, S. 413ff. und Z. Psychol. **84**, 193ff., insbes. 252ff.

² FUCHS, W.: Experimentelle Untersuchungen über die Änderung von Farben unter dem Einfluß von Gestalten („Angleichungserscheinungen“). Z. Psychol. **92**, 249ff., insbes. 308ff. (1923).

³ GELB hat a. a. O. darauf aufmerksam gemacht, daß *diese Gesetzmäßigkeit auch für die quantitative Messung der peripheren Sehschärfe*, speziell des Auflösungsvermögens, gilt. Die steil abfallende, glockenförmige Kurve, welche die rasche Abnahme der Sehschärfe nach der Peripherie hin symbolisiert, gilt *nur* für die Ergebnisse einer Sehschärfebestimmung, die unter ganz bestimmten Untersuchungsbedingungen erfolgt, nämlich unter solchen, bei denen die Sehschärfe einer peripheren Netzhautstelle für sich isoliert, d. h. ohne oder nahezu ohne sachliche Bindung mit dem zentralen Sehen geprüft wird.

3. Die kausalgenetische Bedeutung der „Reduktion“ nach KATZ.

Indem die Reduktion (lies: Betrachtung durch einen Lochschirm) ein Mittel darstellt, bestimmte Beleuchtungsverhältnisse zu verdecken und damit bestimmte Farbenwahrnehmungen (Konstanzphänomene) zu beseitigen, die aus der Wechselwirkung von Beleuchtung und Beleuchtetem hervorgehen, soll sie nach KATZ auch ermöglichen, „neue psychologische und psychophysische Beziehungen zwischen den heterogenen Farben durch Bezugnahme auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt (die Netzhauterregung) abzuleiten“. Wenn wir bei irgendeinem der früher geschilderten Versuche den Lochschirm benutzen, also „reduzieren“, so lernen wir, behauptet KATZ, die Art der Netzhauterregung, die „physiologische“ Farbe einigermaßen kennen. Oder anders ausgedrückt: Indem die Reduktion den Einfluß der zentralen Faktoren zurücktreten läßt, bewirkt sie eine Farbenreaktion, die zu den relativ „einfachen“ gehört. So erklärt KATZ: „Bei geöffnetem Auge sind die Flächenfarben als die letzten Reduktionsformen der Farben im Bewußtsein des Erwachsenen zu betrachten“ (S. 410). Zwar seien auch sie in der Art, wie sie sich hier darbieten, „von der umformenden Hand der Erfahrung nicht mehr unberührt“, aber sie seien gewiß nicht Erfahrungsprodukte in dem Sinne, wie etwa Oberflächenfarben, deren Eindrücke in Deutlichkeitsgraden der Oberflächenstruktur verankert und untrennbar verbunden sind mit dem Eindruck der Beleuchtung.

KATZ erklärt, ein Kind nehme ursprünglich „überhaupt keine Beleuchtung wahr“, und er vermutet, daß deutliche Oberflächenfarben mit unter dem Einflusse taktil-kinästhetischer Erlebnisse zustande kommen und sich zunächst an den Objekten der näheren Umgebung ausbilden. Ehe sich aber prägnante Oberflächenfarben, „gegründet auf der Wahrnehmung der Oberflächenstruktur von Objekten, einstellen, dürften mehr den Flächenfarben nahestehende Übergangsformen erlebt werden, wie wir sie an Gegenständen antreffen, deren Gegenständlichkeit nur durch Umrisse angedeutet ist wie die Gegenständlichkeit sehr entfernter Objekte. Schon um diese Zeit wird aber die Trennung von Beleuchtung und Beleuchtetem beginnen...“

Gemäß diesen Vorstellungen über die Genese der Farbenwahrnehmung stellen natürlich auch die *Phänomene der Farbenkonstanz*, die an das Bewußtsein von festen Oberflächenfarben und von wechselnder Beleuchtung geknüpft sind, *Entwicklungsprodukte* dar; KATZ hält sie für *Äußerungen einer individuell erworbenen Reaktionsform*.

Im folgenden fassen wir nun die speziellen Annahmen ins Auge, die KATZ zur Erklärung der Ergebnisse seiner verschiedenen Beobachtungen und Versuche gemacht hat.

4. „Eigentliche“ Farbe und „normale“ Beleuchtung. „Reduktion“ und „Transformation“.

Unter den Oberflächenfarben räumt KATZ den sog. *eigentlichen* Farben eine ausgezeichnete Stellung ein. Er versteht unter „*eigentlichen*“ Farben diejenigen, welche die Objekte dem helladaptierten Auge bei „*normaler*“ Beleuchtung zeigen, d. h. bei einer unbunten Beleuchtung, „wie sie etwa im Freien bei leichtbewölktem Himmel gegeben ist“. Eine solche Beleuchtungsstärke ist nach KATZ, abgesehen davon, daß sie bei der Betrachtung der Objekte zeitlich vorherrscht, dadurch ausgezeichnet, daß sie die günstigsten Bedingungen für die Wahrnehmung der Oberflächenstruktur der Objekte liefert, d. h. für das Erkennen der minimalen Unebenheiten der Körperoberflächen, ihrer feinen Körnungen usw.¹ Gerade dadurch, daß Farben in normaler Beleuchtung sich

¹ KATZS „normale“ Beleuchtung entspricht ungefähr der „Optimalbeleuchtung“ von HERING (Lichtsinn, S. 73).

zugleich mit dem maximalen Deutlichkeitsgrade der Oberflächenstruktur der Objekte darbieten, fungieren diese Farben bei KATZ „als die eigentlichen Farben der Objekte und gewinnen so einen besonderen Erkenntniswert“. „Eigentliche“ Farbe und „normale“ Beleuchtung sind demnach aufs innigste einander zugeordnet.

Soweit ist die Beschreibung der „eigentlichen“ Farben wesentlich deskriptiv gehalten. Aber nicht allein in deskriptiver, sondern auch in kausalgenetischer Hinsicht sollen die normal beleuchteten Oberflächenfarben gegenüber anderen, nicht normal beleuchteten, eine Sonderstellung einnehmen. KATZ weist gelegentlich darauf hin, daß unter allen in der Erfahrung vorkommenden Oberflächenfarben die „*eigentlichen Farben*“ *die relativ schwächste*, ja eine direkt wohl kaum nachweisbare *Umformung durch die individuelle Erfahrung erlitten haben*, und so schließt er: „*Unter diesem Gesichtspunkt betrachtet, stehen die normal beleuchteten (= eigentlichen) Oberflächenfarben den Flächenfarben am nächsten*“ (S. 227). Mit anderen Worten: Wer die Dinge in normaler Beleuchtung betrachtet, sieht die Farben der Dinge gewissermaßen mehr „physiologisch“, d. h. im großen und ganzen unbeeinflußt durch zentrale Faktoren empirischen Ursprunges. Anders sollen wir uns gegenüber Farben (Oberflächenfarben) verhalten, die unter nicht normaler Beleuchtung stehen. Diese Farben sehen wir bei Erfüllung bestimmter äußerer und innerer Beobachtungsbedingungen nicht nach ihrem „physiologischen“ (retinalen) Werte, sondern „*zentral umgeformt*“, „*transformiert*“. Das soll folgendermaßen vor sich gehen: wir „berücksichtigten“ gewissermaßen die nicht normalen Beleuchtungsverhältnisse, wodurch eine je nach dem Grade dieser Berücksichtigung verschieden starke zentrale Modifikation der peripheren Erregungen (der „physiologischen“ Farben) erfolgt, und zwar in dem Sinne, daß die netzhautmäßig vorliegenden Farbeindrücke den „eigentlichen“ Farben der Dinge ähnlicher und unter Umständen bedeutend ähnlicher werden. Konkret: wenn wir z. B. beim Beschattungsversuch (oben S. 620) die beiden zu vergleichenden Scheiben mit Hilfe des Lochschirmes gleich lichtstark eingestellt haben, nach Entfernung des Lochschirmes aber die beschattete Scheibe statt schwärzlich-grau „weiß“ oder „annähernd weiß“ sehen, so entstehe dieses Weiß nicht vermöge peripher-physiologischer Vorgänge, sondern wesentlich unter dem Einflusse der „zentralen Transformation“. Würde unser Farbenschen in diesem Falle nicht durch zentrale Faktoren mitbestimmt werden, würden wir vielmehr etwa so sehen, wie in normaler Beleuchtung, so müßten wir die beschattete Scheibe entsprechend ihrem physikalischen Lichtwerte schwarz oder schwärzlichgrau sehen, genau so wie die dem vollen Tageslichte — der „normalen“ Beleuchtung — ausgesetzte Scheibe. Indem wir aber die herabgesetzte Beleuchtung innerhalb des von der Beschattung getroffenen Gebietes „berücksichtigen“, vollziehen wir eine „abstraktive Scheidung“ zwischen Beleuchtung und Beleuchtetem und sehen deshalb die beschattete Scheibe „zentral aufgeweißt“, also mehr in ihrer „eigentlichen“ Farbe, d. h. mehr in derjenigen, die sie in normaler Beleuchtung zeigen würde. (Das Ausmaß der zentral bedingten Aufweißung richtet sich nach dem Grade der Berücksichtigung der Beleuchtungsherabsetzung.)

In ganz analoger Weise wie das Ergebnis des Beschattungsversuches sucht KATZ die Resultate aller anderen messenden Versuche (z. B. der Versuche über Beleuchtungsperspektive, des Zweizimmerversuches usw.) auszulegen: Überall soll die „eigentliche“ Farbe der abnorm stark oder schwach oder buntfarbig beleuchteten Scheibe auf Grund der Berücksichtigung der abnormen Beleuchtung und des hierdurch eingeleiteten zentralen Transformationsprozesses stärker zu ihrem Rechte kommen. Die Frage nach der Natur der Transformation zentri-

petaler Erregungen durch zentrale Faktoren läßt KATZ offen. Er weist mehr darauf hin, daß man es hier mit *besonderen* Vorgängen zu tun hat (Kettenassoziationen), die bei gewöhnlichen Reproduktionsvorgängen nicht ablaufen. (Erscheinungsweisen, § 36, S. 376ff.)

Nur dann, wenn wir die beiden, unter verschiedener Beleuchtung stehenden Scheiben durch einen Lochschirm betrachten, richtet sich unser Sehen wesentlich nach den peripheren Netzhauterregungen, da ja der Lochschirm (= der Reduktionsschirm) das Zurücktreten der zentralen Einflüsse bewirkt. Man erkennt nun ohne weiteres, wie sich die Begriffe „Reduktion“ und „Transformation“ bei KATZ zueinander verhalten: *die Reduktion fungiert als das Mittel, die zentrale Transformation der nicht normal beleuchteten Oberflächenfarbe zurückzudrängen*. Reduktion und Transformation sind also gewissermaßen „antinomische“ Begriffe. Die Stärke der jeweiligen Transformation aber wird an dem Unterschiede gemessen, der sich zwischen der Lochfarbengleichung und der Einstellung bei direkter Beobachtung ergibt.

Allerdings weist KATZ ausdrücklich darauf hin, daß wir durch einen Lochschirm *nur eine bestimmte Beleuchtung verdecken*, niemals aber, „solange überhaupt Oberflächenfarben im Gesichtsfelde vorhanden sind... die Beleuchtung völlig eliminieren können“. (Erscheinungsweisen, S. 98.) Er warnt deshalb vor der voreiligen Behauptung, „das, was wir bei vollständiger Reduktion eines Farbeindrucks zu sehen bekommen, sei allein ausgelöst durch dessen isolierte, periphere Erregung, stets ist zu bedenken, daß die gerade im Gesichtsfelde wahrgenommene Beleuchtung kein zu vernachlässigbarer Faktor zu sein braucht“. Auch die sog. normale Beleuchtung könnte eine Wirkung auf die Farbenwahrnehmung ausüben. Indessen bleibt dieser Gedanke bei KATZ ohne deutliche Wirkung auf die Auslegung seiner Versuchsbefunde; er *sieht die „eigentlichen“ oder „normal“ beleuchteten Farben als feste Norm, als absoluten Standard an*, auf den hin die Transformation der retinalen Erregungen bei „nicht normalen“ Beleuchtungen erfolgt. Die Transformation soll ja gerade die „physiologischen“ Farben „zentral“ so verändern, daß sie den unter normaler Beleuchtung stehenden Farben angeglichen werden. Ganz im Einklange damit akzeptiert KATZ (Erscheinungsweisen, § 35, S. 374ff.) die Auffassung, daß scheinbar „die Tatsachen der Farbenwahrnehmung in einem normal beleuchteten Gesichtsfelde keine weitere Zurückführung erlauben“, im Gegensatz zu Farberlebnissen bei „nicht normaler“ Beleuchtung, die „man nicht als letzte und unerklärbare Tatsachen“ hinnehme.

In ähnlicher Weise wie die Ergebnisse der messenden Versuche sucht KATZ auch die Ergebnisse seiner sonstigen Beobachtungen auszulegen, so z. B. die Beeinträchtigung der Farbenkonstanzphänomene durch kürzere Betrachtungsdauer (vgl. oben S. 624). Es heißt: „*Mit abnehmender Betrachtungszeit geht die Berücksichtigung der Beleuchtungsverhältnisse zurück, die Aufhellung durch das innere Auge nimmt ab*“ (S. 202), und zwar deshalb, weil die Farben sich in ihrer Erscheinungsweise der der Flächenfarben nähern; „*damit kommen die peripheren Faktoren mehr zu ihrem Recht*“ (S. 211). — Eine ähnliche Annahme macht KATZ zur Erklärung der individuellen Differenzen, die man bei allen messenden Versuchen über Farbenkonstanz findet; er sagt, „*daß die individuellen Differenzen sich am ehesten dort geltend machen, wo die stärkste Mitwirkung zentraler Faktoren stattfindet*“ (S. 189). — Wieder in analoger Weise sucht er die Tatsache zu erklären, daß die Farbenkonstanz bei indirektem Sehen bedeutend schwächer ist als bei direktem (vgl. oben S. 637). Er faßt seine Ausführungen über beschattete und belichtete Oberflächenfarben auf der Netzhautperipherie folgendermaßen zusammen: „*In dem Maße, wie die Bestimmtheit der Lokalisation und Orientierung von Farbenflächen, sowie die Wahrnehmung des Deutlichkeitsgrades ihrer Oberflächenstruktur bei peripherer gegenüber zentraler Wahrnehmung zurücktreten, geht auch die Berücksichtigung ihrer Beleuchtungsverhältnisse zurück und bestimmen sich die eintretenden Farbeempfindungen nach den diesen Farbenflächen zukommenden retinalen Erregungen*“ (S. 289).

5. *Durch welche Momente wird nach KATZ die Wahrnehmung einer Erhöhung oder einer Herabsetzung der Beleuchtungsstärke und durch welche Momente wird die Wahrnehmung einer bestimmten buntfarbigen Beleuchtung bedingt?*

Um die quantitativen und qualitativen Beleuchtungsabweichungen (von der „normalen“ aus gerechnet) berücksichtigen zu können und damit die Bedingung für den zentralen Transformationsprozeß zu schaffen, müssen wir natürlich imstande sein, zutreffend zu erkennen, ob die Beleuchtung erhöht oder herabgesetzt ist und ob sie gegebenenfalls eine Buntfärbung aufweist.

Wovon hängt es nun nach KATZ ab, daß wir von einer *hohen oder niedrigen Beleuchtungsstärke* sprechen? KATZ schreibt dem Gesichtsfelde in seiner Gesamtheit die Fähigkeit zu, sich dem Bewußtsein in verschiedenem Grade aufzudrängen. Es handle sich dabei „um eine Bewußtseins Tatsache, die man sich selbst zur Anschauung bringen muß“¹. Diese *Gesamteindringlichkeit* sei eine für das Bewußtsein faßbare Größe, und da sie „in soviel höherem Grade von der Beleuchtungsstärke als von der Art der Ausfüllung des Gesichtsfeldes mit verschiedenen hellen Objekten abhängig“ ist², darf sie „sehr wohl als die Grundlage für die absolute Beurteilung der jeweilig herrschenden Beleuchtungsstärke angesehen werden“ (S. 386). Damit sich aber der Eindruck einstelle, daß in *verschiedenen Teilen* des Gesichtsfeldes *verschiedene* Beleuchtungsstärken vorhanden sind, muß der Unterschied zwischen den Eindringlichkeitsgraden der Teile des Gesichtsfeldes eine gewisse Grenze überschreiten. Daneben sei für die Unterscheidung der Bezirke verschiedener Beleuchtungsstärke auch die Tatsache sehr wichtig, daß die Konturen und die Oberflächenstruktur der Gegenstände Unterschiede in bezug auf ihren Deutlichkeitsgrad aufweisen.

Buntfarbige Beleuchtungen unseres Gesichtsfeldes erkennen wir nach KATZ daran, daß alle Objekte eine so ausgesprochene Tönung in einer bestimmten Farbe aufweisen, wie es bei normaler Beleuchtung nicht vorkommt. „Sobald sich nun der Eindruck einer das ganze Gesichtsfeld treffenden Tönung . . . einstellt, wird die erlebte Buntfarbigkeit nicht in ihrer ganzen Stärke auf die Qualität resp. Sättigung der Oberflächenfarben bezogen, sondern als buntfarbige Beleuchtung gedeutet.“

Zusammenfassung.

Zentrale Faktoren der individuellen Erfahrung sind nach KATZ die Hauptursache der Farbenkonstanz. Wenn wir die Farben der Außendinge (Oberflächenfarben) unter quantitativ oder qualitativ „nicht normalen“ Beleuchtungsverhältnissen betrachten und der Abnormität der Beleuchtung gewahr werden, dann sollen — in der Sprache der Physiologie gedacht — die von der Peripherie herkommenden Nervenregungen eine Umformung (Transformation) durch zentrale Faktoren erfahren. Diese ihrer Natur nach unaufgeklärte *Transformation* soll in dem Sinne erfolgen, daß die „physiologischen“

¹ KATZ sagt: „Zu dem Zwecke ist es gut, vor das Auge, das auf eine bestimmte Situation blickt, ein solches Glas zu bringen, welches durch die Akkommodation nicht mehr überwunden werden kann, so daß alles in Zerstreuungskreisen erscheint. Durch dieses Glas wird verhindert, daß scharfe Konturen oder einzelne Flächen die Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Je gleichmäßiger die Aufmerksamkeit im Gesichtsfeld verteilt wird, desto eher gewinnt man jenen Eindruck der Gesamteindringlichkeit. Blickt man mit diesem Glase bewaffnet durch einen Episkotister auf eine bestimmte Situation, so kann man sich durch verschiedenes weites Öffnen des Episkotisters eine große Anzahl von Stufen der Gesamteindringlichkeit jener Situation herstellen.“ (Erscheinungsweisen, S. 383.)

² Bei einer unverändert gegebenen Beleuchtungsstärke ist das Verhältnis von Tuchschwarz zum hellsten weißen Papier etwa 1 : 60 (und das sind Extreme), während die Beleuchtungsstärken, bei denen wir im gewöhnlichen Leben Objekte zu betrachten gewohnt sind, zwischen den Grenzen 1 : 36000 schwanken. (Erscheinungsweisen, S. 385.)

Farben (die netzhautgemäßen Eindrücke, in denen wir die Dinge sehen würden, falls keine Transformation durch zentrale Einflüsse stattfände) in der Richtung auf die „eigentlichen“ Farben sich mehr oder weniger stark verschieben, d. h. auf diejenigen Farben, welche die Dinge bei „normaler“ Beleuchtung und helladaptiertem Auge zeigen. Die Eindrücke von den „eigentlichen“ oder „normal beleuchteten“ Farben erhalten danach eine Ausnahmestellung: Sie sind „ursprünglicher“ und daher nicht im selben Sinne „problematisch“ wie die bei „abnormen“ Beleuchtungen auftretenden Farbeindrücke.

Ähnlich wie die Theorie von HELMHOLTZ und die von HERING, so ähnlich gehen auch die theoretischen Annahmen von KATZ von der S. 610 dargelegten Trennung niederer (primärer) und höherer (akzessorischer) Vorgänge aus. Wenn HELMHOLTZ lehrt, daß die Phänomene der Farbenkonstanz nur „psychologisch“ zu verstehen seien, so steht diese Lehre unter der Herrschaft der Vorstellung, die sich HELMHOLTZ von dem Wesen der niederen und primären Sinnesreaktionen gebildet hatte. Wenn HERING glaubt, daß die Phänomene der Farbenkonstanz als Spezialeffekte von Kontrast und Adaptation „physiologischer“ Natur seien, so ist diese Auffassung dadurch motiviert, daß HERING mit seiner Lehre von der Wechselwirkung der einzelnen Netzhautstellen sich eine andere Vorstellung als HELMHOLTZ vom „Ausgangspunkt“ des Sehens gebildet hatte (vgl. oben S. 609f.). Und wenn KATZ wiederum glaubt, daß es sich bei der Farbenkonstanz doch um etwas „Psychologisches“ handelt, so wurzelt auch diese Theorie in der Trennung niederer und höherer Sehleistungen im Sinne von HERING. Die Theorie von KATZ erfuhr nur deshalb eine wieder mehr psychologische Zentrierung, weil KATZ gefunden hatte, daß man die Phänomene der Farbenkonstanz nicht auf Kontrast und Adaptation zurückführen kann. Dabei ist theoriegeschichtlich noch beachtenswert, daß KATZ gezwungen wird, für *Farbenkontrast* und *Farbenkonstanz* wesensverschiedene Erklärungsprinzipien zu verwenden. Während man früher beide Erscheinungsgruppen im wesentlichen einem gemeinsamen Erklärungsgebiete zuwies — HELMHOLTZ dem „psychologischen“, HERING dem „physiologischen“ —, mußte KATZ den Kontrast für den Effekt niederer, „rein physiologisch“ bedingter Vorgänge, die Farbenkonstanz aber für den Ausdruck einer „höheren“, in psychischen Funktionen wurzelnden Gesetzmäßigkeit erklären.

VI. Anderweitiges Tatsachenmaterial. Kritisches zur Theorie von KATZ.

1. Farbenkonstanzversuche an Tieren.

Die Annahme, daß ein Sehen der Körperfarben im Sinne der beschriebenen Farbenkonstanz im wesentlichen ein durch individuelle Erfahrung bedingtes Umformungsprodukt aus einem angeblich einfacheren Farbensehen ist, welches — wie etwa das Sehen verschieden stark beleuchteter (tonfreier) Oberflächen nach „Eindringlichkeitsgraden“ (vgl. oben S. 615f.) — den gegebenen physikalischen und retinalen Reizverhältnissen annähernd entspricht, setzt, wie W. KÖHLER sagte, „eine ganz beträchtliche adaptative Leitungsfähigkeit des *Nervensystems* gegenüber Erfahrungen voraus“. Danach wird man aber geneigt sein, einem Lebewesen um so weniger eine „Modifikation seiner Optik durch Erfahrungen“ zuzutrauen, je weniger reich das betreffende Lebewesen organisiert ist. Solche Überlegungen bildeten für KÖHLER mit die Veranlassung, an — dem Menschen verschieden fernstehenden — Tieren Versuche über Farbenkonstanz durchzuführen.

KÖHLER¹ untersuchte das Verhalten des Schimpansen und des Haushuhnes gegenüber *tonfreien* Farben bei Variation der *Beleuchtungsintensität*. Das Versuchsprinzip war für beide Tiergattungen das gleiche, nur die Anordnungen waren zweckentsprechend verschieden. Den Hühnern² wurden zwei nahe beieinander liegende graue Papiere vorgelegt, ein hellgraues und ein dunkelgraues, die gleich stark (normal) beleuchtet waren. In der Mitte der Papiere lagen dicht nebeneinander eine beiderseits gleiche Zahl von Weizenkörnern. Die Tiere wurden nun dahin dressiert, die Körner nur von *einem* Papier zu picken, z. B. von dem hellgrauen. Als dann in den „kritischen“ Versuchen das dunklere Papier in direktes Sonnenlicht gebracht und dadurch sehr viel lichtstärker gemacht wurde als das hellgraue, *nahmen die Hühner auch jetzt noch die Körner von dem hellgrauen Papier; sie ließen sich also bei ihrer „Wahl“ nicht durch die physikalischen Lichtwerte der Papiere bestimmen*. Damit hat KÖHLER, der seine Versuche gegen die verschiedensten Einwände gesichert und vor allem auch Kontrast und Adaptation als Erklärungsversuche ausgeschlossen hatte (a. a. O. S. 52ff. und S. 67ff.), den strengen Nachweis erbracht, *daß auch das Huhn, und nicht nur der Mensch und der Anthropeide, die tonfreien Farben der Sehdinge in hohem Maße unabhängig von der Beleuchtungsstärke sieht*.

Danach kommen nach KÖHLER alle diejenigen theoretischen Annahmen „in etwas schwierige Lage“, welche der individuellen Erfahrung den Haupteinfluß auf das Zustandekommen der Farbenkonstanz zuschreiben. Die Versuche am Huhn „paßten nicht recht zu einer solchen Ansicht“. KÖHLER selbst neigt zu der Annahme, daß das Sehen der Oberflächenfarben, relativ unabhängig von einem Wechsel der Beleuchtungsstärke, entweder ein Rassenerbteil ist, das „wegen seiner biologischen Vorteile erworben und gefestigt, nun im wesentlichen fertig weitervererbt wird. Oder aber: Auch in dem Leben der Vorfahren spielten Erfahrung und Vorteil keine wesentliche Rolle beim Erwerb dieser biologisch allerdings sehr angemessenen Sehweise; die Entwicklung des Sehapparates stand unter äußeren und inneren Bedingungen, die ihn in dieser Art bilden mußten, auch ohne daß der Vorteil mitwirkte. Es ist ja gar nicht selbstverständlich, daß ein von den einfallenden Strahlungsintensitäten durchweg abhängiges Sehen gewissermaßen das natürliche oder in jedem Organismus am leichtesten entwickelte Sehen darstellen würde“ (a. a. O. S. 44).

KÖHLERS Untersuchungen wurden ergänzt von KATZ und RÉVÉSZ³. Diese Autoren machten am Haushuhn Versuche mit *farbigen* Beleuchtungen, „die unmöglich im Leben des Huhnes vorgekommen sein können“, und es gelang ihnen, zu zeigen, *daß Hühner das Weiß der Reiskörner auch unabhängig sehen von der Beleuchtungsfarbe*. KATZ und RÉVÉSZ halten es für unmöglich, daß Erfahrungsmotive hierbei mitspielen konnten. Wir geben nun die knappe Schilderung der Versuche und ihrer Resultate wörtlich wieder:

„Wenn man Reiskörner sehr stark mit rotem, gelbem, grünem und blauem Farbstoff färbt und sie, mit weißen Reiskörnern vermischt, auf einer beliebigen gefärbten Unterlage einem Huhn vorwirft, so werden fast ausschließlich die weißen Körner gepickt. Es ist also sehr leicht, durch geeignete Nachhilfe ein Huhn dahin zu bringen, die buntgefärbten Körner bei alleiniger Darbietung überhaupt nicht anzurühren. Es erfolgte die Dressur auf jede

¹ KÖHLER, W.: Optische Untersuchungen am Schimpansen und am Haushuhn. Abh. preuß. Akad. Wiss., Math.-physik. Kl. 3, 31ff. (1915); Die Farben der Sehdinge beim Schimpansen und dem Haushuhn. Z. Psychol. 77, 248 (1917).

² Wir berichten hier nur über die Untersuchungen an dem weniger reich organisierten Haushuhn. Die Resultate, die am Schimpansen gewonnen wurden, waren im wesentlichen die gleichen.

³ KATZ u. RÉVÉSZ: Experimentelle Studien zur vergleichenden Psychologie (Versuche mit Hühnern). Z. angew. Psychol. 18, 307ff., insbes. 318ff. (1921).

bunte Farbe einzeln, und daran schloß sich jedesmal ein Parallelversuch folgender Art an: Es wurden weiße Reiskörner auf einer weißen Unterlage stark mit buntem, z. B. blauem, gelbem . . . Licht bestrahlt, so daß sie bei Betrachtung durch einen Doppelschirm als mindestens ebenso gesättigt blau, gelb . . . erschienen wie die pigmentierten blauen, gelben . . . Körner. Ein vor dieses bunt beleuchtete Körnerfeld gesetztes Huhn begann nun ohne Zögern zu picken, auch wenn es die pigmentierten Körner, die Licht von gleicher Farbe und Sättigung aussandten, nicht angerührt hatte. Es muß also von den buntbeleuchteten Körnern einen anderen Eindruck erhalten als von den buntgefärbten.“ (a. a. O. S. 320.)

Selbst Tierarten, deren Umwelt im Vergleich mit der der Säuger und Vögel viel ärmer ist, dürften eine Sehfunktion im Sinne der Farbenkonstanz besitzen. Dafür sprechen Ergebnisse von Versuchen, die W. BURKAMP¹ an Fischen (Cypriniden verschiedener Art) anstellte. Nachdem BURKAMP in, wie mir scheint, experimentell überzeugender Weise dargetan hatte, daß die Fische — im Gegensatz zu den Anschauungen von v. HESS und in Bestätigung der von v. FRISCH — die getönten Farben an ihrem Farbenton und nicht nur an ihrem Helligkeitswert unterscheiden², prüfte er das Verhalten der Tiere gegenüber der Farbenkonstanz³. Er fand, daß die untersuchten Fische nicht allein den Einfluß der verschiedenen Intensität der Beleuchtung auf das Wiedererkennen einer Körperfarbe ausschalten, sondern innerhalb gewisser Grenzen auch den Einfluß einer farbigen und ganz ungewohnten Beleuchtung. BURKAMP ist der Meinung, daß die biologische Bedeutung der Farbenkonstanz für das Wassertier noch weit größer ist als für das Landtier, weil „in den Gewässern nach der Tiefe hin die Intensität des Lichtes rasch abnimmt. Besonders aber werden die roten Strahlen vom Wasser stark absorbiert. In Tiefe von 3 m ist der zart rote Fleishton menschlicher Körperteile schon einem ausgesprochenen grünen Tone gewichen . . . Nur durch Transformation ist der Fisch imstande, gewöhnliche vorkommende rote und gelbe Farben bei so mäßigen Differenzen der Wassertiefe wiederzuerkennen“⁴.

Wie man auch über Sinn und Wert von Tierversuchen für die Klärung menschlichen Verhaltens im allgemeinen denken mag, die gewonnenen Ergebnisse an Tieren zeigen jedenfalls, daß es sich beim Sehen von Körperfarben, relativ unabhängig von der Beleuchtung, um eine sehr primitive, „elementare“ Reaktionsform handelt. Muß man sich nicht eher fragen, ob es gelungen wäre, die untersuchten Tiere, selbst wenn auch nur den Schimpansen, zu einem Sehen der verschieden stark beleuchteten Oberflächen nach ihren physikalischen Lichtstärken bzw. Eindringlichkeitsgraden zu veranlassen, zu einer Sehweise also, die nach allen, bisher geschilderten Theorien zu den genetisch einfacheren gehören soll?

2. Wegfall der Wahrnehmung von „Oberflächenfarben“ und Farbenkonstanz.

KATZ behauptete (vgl. oben S. 642), daß die beschriebenen Phänomene der Farbenkonstanz nur beim Gegebensein von prägnanten Oberflächenfarben auftreten, weil nur bei diesen eine Trennung von Beleuchtung und Beleuchtetem möglich ist. Diese Behauptung fand eine gewisse Einschränkung durch den Nachweis, daß auch beim Fehlen prägnanter Oberflächenfarben Farbenkonstanzphänomene

¹ BURKAMP, W.: Versuche über das Farbenwiedererkennen der Fische. Z. Sinnesphysiol. 55, 133 ff. (1923).

² v. FRISCH behauptete allerdings, daß Ellritzen Rot und Gelb nicht voneinander unterscheiden können, sonst aber durchaus farbentüchtig sind. BURKAMP dagegen glaubt, daß diese Fische auch Rot und Gelb unterscheiden können, daß aber „Verwechslungen zwischen Gelb und Rot (bei Gelbdressur und Rotdressur) weit häufiger sind als sonstige Verwechslungen zwischen Farben der Reihe von Rot bis Blau“. (S. 151.)

³ Versuchstechnik und -verfahren, deren Schilderung hier zu weitläufig wäre, vgl. im Original.

⁴ BURKAMP, W.: S. 165. Zitiert in Anm. 1.

innerhalb recht weiter Grenzen vorhanden sein können. Diesen Nachweis konnte A. GELB¹ erbringen, der bei bestimmten Hirngeschädigten geradezu einen Wegfall der Wahrnehmung von Oberflächenfarben feststellen konnte.

Eine solche Wahrnehmungsstörung hat GELB bei zwei Fällen mit occipitaler traumatischer Schädigung gefunden. Bei beiden Patienten bestand eine Wahrnehmungsstörung im Sinne einer sog. „apperceptiven Seelenblindheit“²; außerdem lagen erworbene, cerebral bedingte Störungen des Farbensinnes vor, die trotz einseitiger Hinterhauptsverletzung (links) das ganze Gesichtsfeld umfaßten: Der eine Patient wies eine erworbene Rotgrünblindheit auf, der andere eine transitorische totale Farbenblindheit³. Gleichzeitig, neben den eigentlichen Farbensinnstörungen, zeigte sich bei beiden Patienten noch eine weitere Veränderung der Farbenwahrnehmung, die bei dem Kranken mit der totalen Farbenblindheit in besonders ausgeprägter Form vorlag. Im folgenden berichten wir daher nur über das Verhalten dieses letzteren Patienten.

Die eigenartige Wahrnehmungsstörung bestand darin, daß die Farben aller Sehdinge für den Kranken den Charakter der Oberflächenfarben verloren hatten. Sie hatten in bezug auf ihre Lokalisation und Raumerfüllung das Aussehen von Flächenfarben angenommen, die zum Teil den Raumfarben sehr nahe kamen. Sämtliche räumlichen Merkmale, die KATZ als speziell für die Flächenfarben charakteristisch angibt (relative Unbestimmtheit der Lokalisation, lockeres Gefüge, frontalparallele Orientierung zur Blickrichtung, fehlende Anschmiegsamkeit an eine Oberfläche; vgl. oben S. 640f.) galten im strengen Sinne gerade für die Art und Weise, wie die Farben der Dinge dem Patienten erschienen. Die Farben hatten sich von den Körperoberflächen gleichsam losgelöst, sie diffundierten scheinbar in den Raum vor und um den Körper, und zwar um so stärker, je dunkler die (tonfreien oder bunten) Objektfarben waren⁴. Der Patient sah infolgedessen die Farben der Gegenstände um so „dicker“, je dunkler sie waren, und das hatte die weitere Wirkung, daß die Sehdinge in ihrer ganzen Struktur gelockert und entstellt waren: sie hatten ihr festes Gefüge eingebüßt und erschienen „weich“, „schwammig“, „flaumig“. Auch die einzelnen Teile eines Sehdinges wiesen nicht mehr die innere Bindung untereinander auf, wie die Teile der Sehdinge beim Normalen. Zeigte man dem Patienten z. B. einen Würfel, dessen Seiten verschieden gefärbt und verschieden hell waren, und drehte man den Würfel langsam um die vertikale Achse, so entstanden gleichzeitig so viel Verzerrungen, daß der Kranke keine zutreffende Schilderung des Gesamteindrucks geben konnte. (GELB hat die verschiedenen Wirkungen näher geschildert, die diese Sehstörung auf das Verhalten des Patienten im gewöhnlichen Leben, auf Erscheinungen des „Hintereinander“ von Farbeindrücken, auf Phänomene des Simultankontrastes, ferner auf die Prüfung der Sehschärfe und des Gesichtsfeldes ausübte.)

Eine wesensverwandte Veränderung der Farbenwahrnehmung beschreibt neuerdings O. PÖTZL⁵. Er fand sie — in einer starken Ausprägung — ebenfalls an einem Fall von occipi-

¹ GELB, A.: Über den Wegfall der Wahrnehmung von Oberflächenfarben. In „Psychologische Analysen hirnpathologischer Fälle“, herausgeg. von A. GELB u. K. GOLDSTEIN, I, 354ff. Leipzig 1920 und Z. Psychol. 84, 193ff.

² Vgl. A. GELB u. K. GOLDSTEIN: Zur Psychologie des optischen Wahrnehmungs- und Erkennungsvorganges. Dasselbst S. 1ff.

³ Das Stadium der völligen Achromasie bestand etwa ein Jahr; dann restituierte sich der Farbensinn im Verlaufe einiger Monate fast bis zum normalen Farbensehen. Nähere Untersuchungsbefunde des Farbensinnes während der Achromasie und während der Restitution des Farbensinnes findet man in der genannten Abhandlung von GELB.

⁴ Numerische Bestimmungen, wenigstens angenäherte, bei GELB: Zitiert in Anm. 1.

⁵ PÖTZL, O.: Die optisch-gnostischen Störungen. In „Handbuch der Psychiatrie“, herausgeg. von ASCHAFFENBURG. Spez. Teil, 3. Abt., 2. Hälfte. 2. Teil, 1. Bd., S. 158 u. 238. Leipzig u. Wien 1928.

taler traumatischer Schädigung, bei dem aber der Farbensinn im wesentlichen normal geblieben war.

Um nun zu prüfen, ob Phänomene der Farbenkonstanz wirklich nur beim Gegebensein von Oberflächenfarben auftreten, untersuchte GELB das Verhalten des Patienten bei Versuchen über Beleuchtungsperspektive (oben S. 612ff.) und über Beschattung (oben S. 620f.). Es zeigte sich, *daß der Kranke, obgleich er keine Oberflächenfarben im strengen Sinne sehen konnte, bei diesen Versuchen sich wesentlich wie ein Normaler verhielt*. Es bestand auch für ihn ein beträchtlicher quantitativer und qualitativer Unterschied zwischen den Lochfarbengleichungen und den Einstellungen bei freier Betrachtung der Scheiben. Ganz anders, und nicht wie ein Gesunder, verhielt er sich indessen, wenn man kleinere Partien einer Oberfläche beschattete oder belichtete; *es fehlte ihm die normale Auffassung aufliegender Schatten und Lichter*.

Diese Befunde sprechen also dafür, *daß für die Erzielung von Farbenkonstanzphänomenen, wie sie bei Versuchen über Beleuchtungsperspektive oder bei Beschattungsversuchen auftreten, das Gegebensein prägnanter Oberflächenfarben nicht notwendig ist*. Jedenfalls ist der spezifisch räumliche Charakter von Oberflächenfarben für das Zustandekommen der Erscheinungen weitgehend belanglos. GELB nahm an, daß die beschriebenen Phänomene der Farbenkonstanz bei dem Patienten deshalb vorhanden waren, weil der Kranke trotz der Unfähigkeit, prägnante, straffe Oberflächen zu sehen, „*Sehdinge*“ (wenn auch entstellte) und nicht etwa Gegebenheiten wie „Lochfarben“ (lochfüllende Sehqualitäten) in seiner gewöhnlichen Umwelt vorfand. Körperfarben und Lochfarben blieben auch für den Patienten etwas durchaus Verschiedenes, trotz der Übereinstimmung, die sie für den Kranken in bezug auf die Merkmale der Lokalisation und Raumerfüllung hatten. Gewiß konnte die optische Umwelt dem Kranken infolge der so fundamental veränderten Sehweise nicht im selben Maße deutlich gegliedert und fest gestaltet erscheinen wie dem Gesunden, darum versagte aber auch der Patient bei solchen Prüfungen, bei denen es, wie z. B. bei der Auffassung aufliegender Lichter und Schatten, gerade darauf ankommt, fest strukturierte Gebilde, insbesondere straffe Oberflächen zu sehen.

Sehr interessant in *anderer* Richtung war der allmähliche Verlauf des Rückganges der Sehstörung, der bei dem Patienten mit der totalen Farbenblindheit fortlaufend verfolgt werden konnte. *Zuerst* nahmen die *hellen* Farben der Sehdinge den Charakter von Oberflächenfarben an, *zuletzt* die *dunklen*. Besonders instruktiv war aber, daß die Wahrnehmung von Oberflächenfarben zuerst im zentralen Sehen wiederzukehren begann. Fixierte z. B. der Patient die Mitte eines farbigen Kartons, so erschien ihm die fixierte Stelle und ihre unmittelbare Umgebung oberflächenfarbig, entsprechend einem Gesichtswinkel von etwa 3°, während die peripher gesehenen Partien immer noch den Charakter von Flächenfarben hatten. Diese erschienen immer noch „*dick*“, und zwar um so dicker, je weiter sie vom fixierten Gebiete entfernt waren. Der Patient sah also die seitlichen Teile einer in sich zusammenhängenden Oberfläche etwa so, wie ein Normaler ein einzelnes, im indirekten Sehen isoliert gebotenes Objekt, z. B. ein Papierstückchen, wahrnimmt (vgl. oben S. 641). Das erklärt sich daraus, daß, wie wir schon sagten, die einzelnen Teile eines Sehdinges (des Kartons) für den Kranken nicht die innere Bindung untereinander aufwiesen wie für den Normalen. Und dieser Mangel an *fester Gestalt* bewirkte, daß der Kranke noch zur Zeit, als er im zentralen Sehen bereits Oberflächenfarben sah, nicht instande war, indirekt betrachtete Teile einer Oberfläche mit dem räumlichen Charakter einer Oberflächenfarbe aufzufassen (vgl. oben S. 641f.). *Die Feststellung, daß das Sehen von Oberflächenfarben zuerst im fovealen Sehen wiederkehrte, darf wohl als schöne Bestätigung für die Auffassung von KATZ dienen, daß in erster Linie die Fovea dazu bestimmt ist, die Wahrnehmung prägnanter Oberflächenfarben zu vermitteln*.

Die Feststellungen an den hirnpathologischen Fällen hinsichtlich der Farbenkonstanz veranlaßten zu überlegen, ob nicht auch die sonstigen theoretischen Annahmen von KATZ einer Revision bedürftig sind. Insbesondere erschien es

mir, wie ich schon damals erklärte, notwendig, die Frage näher zu untersuchen, ob die Begriffe „eigentliche“ Farbe und „normale“ Beleuchtung und damit auch die Begriffe „Reduktion“ und „Transformation“ in den ihnen von KATZ gegebenen Fassungen haltbar sind. Die Behandlung dieser Frage bildet den Gegenstand der folgenden Ausführungen.

3. Ein „paradoxe“ Versuch¹.

Von einer Transformation peripherer Erregungen durch zentrale Faktoren spricht KATZ nur dann, wenn wir die Farben der Sehdinge in einer (wahrgenommenen) „nicht normalen“ Beleuchtung vorfinden. Die bei „normaler“ Beleuchtung sich darbietenden *eigentlichen* Farben dürfen danach weder „transformiert“ noch „reduziert“ werden können. Sie bilden bei KATZ gleichsam den Standard, auf den hin die Transformation bei nicht normaler Beleuchtung erfolgt² (vgl. oben S. 644f.). Nun wollen wir keineswegs bezweifeln, daß Farben, die zugleich mit dem maximalen Deutlichkeitsgrade der Oberflächenstruktur der Objekte auftreten, vor anderen eine gewisse Auszeichnung besitzen und darum in *deskriptiver* Hinsicht als „eigentliche“ Farben fungieren. Aber berechtigen die *Versuche* von KATZ die Annahme, daß Eindrücke von normal beleuchteten Oberflächenfarben gegenüber den von nicht normal beleuchteten auch *kausal-genetisch* eine Sonderstellung einnehmen?

Gehen wir von dem Beschattungsversuche (mit einer weißen Scheibe im Schatten eines Pappschirmes) aus. Worauf kann sich hier die Theoriebildung von KATZ stützen? Offenbar nur auf die Tatsache, daß eine eingestellte Lochfarbengleichung in eine subjektive Ungleichung umschlägt, sobald man den Lochschirm entfernt und zur direkten Betrachtung der zu vergleichenden Scheiben übergeht. Nach der Theorie von KATZ kommt die subjektive Ungleichung in erster Linie dadurch zustande, daß nach Entfernung des Lochschirmes die beschattete Scheibe auch nicht annähernd mehr in ihrer „physiologischen“ Farbe (der Netzhauterregung entsprechend), sondern in der Richtung auf ihre „eigentliche“ Farbe „zentral transformiert“, also „zentral aufgeweißt“ erscheint. In der Tat lehrt die unmittelbare Beobachtung, daß es die beschattete Scheibe ist, die den ihr entsprechenden Lochfarbeneindruck an Weißlichkeit stark übertrifft (vgl. auch Erscheinungsweisen, S. 164) und dadurch die subjektive Ungleichung hauptsächlich verursacht³. Was nun die auf der Fensterseite angebrachte Scheibe betrifft, die, um der beschatteten weißen gleich lichtstark zu sein, nahezu schwarz sein muß, so muß *diese* Scheibe gemäß der Theorie von KATZ nach Entfernung des Lochschirmes ungefähr ebenso dunkel aussehen wie die ihr entsprechende Lochfarbe. (Wir sagen „ungefähr ebenso dunkel“, weil nach Fortnahme des Lochschirmes gewöhnlich andere Kontrastverhältnisse für die Scheibe sich geltend machen als für die Lochfarbe.) Eine subjektive Veränderung durch „zentrale Transformation“ kommt bei *dieser* Scheibe nach KATZ nicht in Betracht.

¹ Die folgenden Darlegungen erfolgen im Anschluß an bestimmte Ausführungen von MAX SCHLAMME, der 1921 bei mir eine (aus rein äußeren Gründen im Druck nicht erschienene) Dissertation: „Kritische und experimentelle Beiträge zum Problem der (tonfreien) Farbenkonstanz“ angefertigt hat.

² Wollten wir schon bei Oberflächenfarben, die sich in einem Gesichtsfelde „normaler“ Beleuchtung darbieten, einen transformierenden Einfluß zentraler Faktoren annehmen, dann müßten wir gemäß der Auffassung von KATZ, daß bei „nicht normaler“ Beleuchtung die Transformation in der Richtung auf die „normal“ beleuchteten Farben erfolgt, von einer Transformation bereits transformierter Farbeindrücke sprechen. Das wäre theoretisch kein Gewinn.

³ Man benutzt dabei statt des Doppelschirmes am besten einen gewöhnlichen Lochschirm von mittlerer Helligkeit.

sofern sie „normal“ beleuchtet ist und ihre „eigentliche“ Farbe zeigt. Auch das scheint die Beobachtung zu bestätigen: die schwarze Scheibe auf der Fensterseite bleibt in der Tat nach Entfernung des Lochschirmes ungefähr ebenso dunkel wie die ihr zugehörige Lochfarbe.

Indessen ist folgendes zu beachten: Beides, sowohl daß die beschattete weiße Scheibe (bei direkter Beobachtung) den ihr entsprechenden Lochfarbeneindruck an Weißlichkeit stark übertrifft, wie auch daß die unbeschattete schwarze Scheibe die Qualität ihrer Lochfarbe annähernd behält, ist nur so lange zu konstatieren, als sich der Lochschirm und der Beobachter in derselben Beleuchtung befinden wie die dem vollen Tageslicht ausgesetzte (schwarze) Scheibe. Gerade diese Bedingungen lagen bei den KATZschen Beschattungsversuchen vor.

Wie ist es aber, wenn man den Versuch umkehrt, so umkehrt, wie BÜHLER den „Zweizimmerversuch“ von KATZ umkehrte? (Vgl. oben S. 630.) Man setze den Lochschirm und den Beobachter einer Beleuchtung aus, die in dem gleichen Grade herabgesetzt ist wie die Beleuchtung der weißen Scheibe. Abb. 209 zeigt schematisch die von MAX SCHLAMME¹ benutzte Anordnung. Ein Schirm S_1 von sehr großen Dimensionen setzt die Beleuchtung für den Lochschirm und den Beobachter im selben Grade herab, wie der Schirm S die Beleuchtung für die linke weiße Scheibe auf k_2 und ihre Umgebung herabsetzt. $\times$ bedeutet den Standort des Beobachters. Wie ist jetzt der phänomenale Hergang, wenn man von der Lochfarbengleichung zur freien Betrachtung der Scheiben übergeht? *Er ist gerade der umgekehrte wie vorhin.* Jetzt erscheint nach Entfernung des Lochschirmes die beschattete weiße Scheibe (links) in annähernd der gleichen Qualität (weiß) wie die ihr entsprechende Lochfarbe, während die unbeschattete Scheibe viel zu schwärzlich aussieht. Man gewinnt also im Umkehrungsversuch den Eindruck, daß die subjektive Ungleichung durch eine radikale (subjektive) Veränderung auf der „normal“ beleuchteten Seite (!) verursacht wurde.

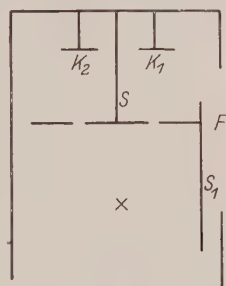


Abb. 209.
(Erklärung im Text.)

Dieses Ergebnis erscheint, im Lichte der theoretischen Annahmen von KATZ betrachtet, „paradox“: Sollen wir etwa sagen, daß die (nicht eigentliche) Farbe der beschatteten Scheibe trotz der Betrachtung durch einen Lochschirm unreduziert geblieben ist oder daß sie nach Entfernung des Lochschirmes keine „zentrale Transformation“ erfahren hat? Sollen wir ferner annehmen, daß die „normal“ beleuchtete schwarze Scheibe, durch den Lochschirm betrachtet, ihre „reduzierte“, „physiologische“ Farbe (weiß) zeigt, direkt betrachtet aber „zentral transformiert“ („zentral verschwärzt“) erscheint? Eine solche Auslegung der Beobachtung wäre mit den Grundvoraussetzungen der KATZschen Theorie kaum vereinbar.

Wohl aber verliert der Umkehrungsversuch jede Paradoxie, wenn wir die herkömmliche und auch von KATZ hypostasierte Voraussetzung aufgeben, daß die Farbenerlebnisse bei „normaler“ Beleuchtung gar nicht im selben Sinne Problem seien wie diejenigen, die bei „nicht normaler“ Beleuchtung auftreten (vgl. oben S. 647). Und wir sind in der Tat genötigt, diese Voraussetzung aufzugeben, denn der Umkehrungsversuch zeigt, daß die Verwendung der Begriffe „normale“ Beleuchtung und „eigentliche“ Farbe im Sinne einer festen Norm oder eines absoluten Standards, auf den hin die Transformation bei „nicht normaler“ Beleuchtung erfolgen soll, dem Beobachtungsmaterial nicht gerecht

¹ Vgl. Anm. 1 auf S. 652.

wird. Die — für die Theoriebildung zunächst allein maßgebende — Tatsache, daß eine Lochfarbengleichung in eine (subjektive) Ungleichung umschlägt, wenn man zur direkten Betrachtung der Scheiben übergeht, zeigt sich ja völlig unabhängig von den *absoluten* Beleuchtungsstärken, die beim Versuch verwendet werden. Ausschlaggebend für das Zustandekommen des Umschlages ist nur, daß nach Entfernung des Lochschirmes — von veränderten Kontrastwirkungen abgesehen — ein hinreichend deutlicher Unterschied zwischen den Beleuchtungen der durch den Schirm *S* (Abb. 209) abgeteilten Räume wahrgenommen wird. Dagegen ist es völlig gleichgültig, welcher der beiden Räume und ob überhaupt einer von ihnen derjenigen Beleuchtung ausgesetzt wird, die der „normalen“ im Sinne von KATZ entspricht oder nach einer solchen hinzielt. Was aber den *phänomenalen Hergang* bei dem Umschlag der Lochfarbengleichung in die Ungleichung betrifft, so ist er verschieden je nachdem, in welcher Beleuchtung der Beobachter den Lochschirm hält: Entspricht *diese* Beleuchtung — wie bei den Beschattungsversuchen von KATZ — derjenigen oder annähernd derjenigen, die auf der *Fensterseite* der Versuchsanordnung herrscht, dann gewinnt man den Eindruck, daß die Ungleichung durch eine „Veränderung“ an der *beschatteten* (weißen) Scheibe hervorgerufen wird; diese Scheibe erscheint dann „verweißlicht“, nämlich viel weißlicher als die ihr entsprechende Lochfarbe. Umgekehrt, man erhält den Eindruck, daß die Ungleichung durch eine „Veränderung“ (Verschwärzlichung“) der Scheibe *auf der Fensterseite* verursacht worden ist, wenn die *Lochschirmbeleuchtung*, wie bei dem geschilderten Umkehrungsversuch, in der gleichen Stärke gewählt wird wie die Beleuchtung der *beschatteten* Seite der Versuchsanordnung. Richtet man schließlich den Versuch so ein, daß sowohl die Scheibe auf der Fensterseite wie auch die andere unter einer Beleuchtung steht, die von der Beleuchtung des Lochschirmes in irgendeiner, aber deutlich erkennbarer Weise abweicht, dann nimmt man nach Entfernung des Lochschirmes an *beiden* Scheiben eine qualitative „Veränderung“ gegenüber den ihnen entsprechenden Lochfarben wahr. Niemals aber liefern die Versuchstatsachen Anhaltspunkte für die Annahme, daß es eine Beleuchtung gibt, bei der das Farbensehen einer mehr „ursprünglichen“ und „einfachen“ Reaktionsform entspricht als bei anderen Beleuchtungen. — Ganz analoge Überlegungen lassen sich auch in bezug auf alle anderen messenden Versuche von KATZ durchführen, einerlei ob es sich bei ihnen um quantitative oder um qualitative Beleuchtungsunterschiede handelt.

Man erkennt, daß man auf Grund der empirischen Befunde (auf Grund des Umschlages der Lochfarbengleichung in eine subjektive Ungleichung) *keine Veranlassung hat, dem Farbensehen in „normaler“ Beleuchtung irgendeine Ausnahmestellung in der Genese unserer Farbenwahrnehmungen zuzuschreiben*. Die Tatsache, daß es Oberflächenfarben gibt, die sich zugleich mit dem optimalen Deutlichkeitsgrade der Oberflächenstruktur der Objekte darbieten, macht es gewiß verständlich, daß solche Farben und die ihnen zugeordnete (optimale Sehschärfe gewährleistende) Beleuchtung in *deskriptiver* Hinsicht eine Auszeichnung erfahren und daß sie einen bestimmten praktischen Wert für unser Verhalten zur Umwelt gewinnen. (In diesem Sinne mögen die betreffenden Oberflächenfarben als „eigentliche“ Farben fungieren.) Aber dies alles veranlaßt nicht und berechtigt nicht, mit KATZ (vgl. oben S. 644) anzunehmen, daß unser Farbensehen in „normaler“ Beleuchtung „ursprünglicher“, daß es von „psychologischen“ Faktoren weniger beeinflusst sei als in „nicht normaler“. *Die Farbenerlebnisse in „normaler“ Beleuchtung sind nicht mehr und nicht weniger letzte und unerklärbare Tatsachen als die in „nichtnormaler“ Beleuchtung*.

Dem offenen Tatsachensinne von KATZ konnte die „Relativität“ der normalen Beleuchtung nicht entgehen. So bemerkt er, „daß verschieden stark beleuchtete Bezirke des Sehfeldes eine interessante Beeinflussung in ihrer Beleuchtungsauffassung aufeinander ausüben. Die in dem größeren Teil des Gesichtsfeldes erfaßte Beleuchtung erhält den Stempel einer gewissen *Normalität*, während die Beleuchtung in dem kleineren Bezirk eher als eine *exzeptionelle* aufgefaßt wird (Auffassung der Beleuchtung in dem kleineren Bezirk als Beschattung oder Belichtung, je nachdem ob sie schwächer oder stärker ist). Das gilt nahezu unabhängig davon, wie weit die betreffenden Beleuchtungsstärken von der schlechthin normalen entfernt sind.“ (Erscheinungsweisen, S. 394, ferner S. 173f.) Solche Beobachtungen liefern, wie KATZ sagt, für die Feldgrößensätze (vgl. oben S. 630 ff.) eine interessante Ergänzung nach der qualitativen Seite. Er fügt hinzu, daß es für die Erklärung dieser Beobachtungen „noch eingehenderer Untersuchungen“ bedarf.

KAILA¹ machte geltend, daß „die normale Beleuchtung nicht in demselben Sinne eine *phänomenale* Gegebenheit ist wie die *anormalen* Beleuchtungen“. Die normale Beleuchtung sei gerade dadurch gekennzeichnet, „daß die Oberflächenfarben rein und unverhüllt, von Schatten und Nebeln, Glanzlichtern und Spiegelungen nicht gestört, zum Vorschein kommen“. Erst bei quantitativ oder qualitativ nicht normalen Beleuchtungen trete die Beleuchtung „als etwas von den wahrgenommenen Oberflächenfarben Isolierbares“ auf, und so vermutet KAILA, daß erst die nicht normalen Beleuchtungen den Anstoß zur sinnlichen Unterscheidung zwischen Beleuchtung und Beleuchtetem gegeben haben. — Indessen ist eben zu bedenken, daß auch eine „nicht normale“ Beleuchtung den Stempel einer gewissen Normalität erhalten kann, wenn sie in einem hinreichend großen Teile des Gesichtsfeldes herrscht.

Wenn wir es ablehnten, das Farbensehen in „normaler“ Beleuchtung von dem in „nicht normaler“ (in genetischer Hinsicht) zu trennen, *dann können wir ipso facto auch an dem Gegensatze von Reduktion und Transformation*, so wie ihn KATZ faßt, *nicht mehr festhalten*. Wir können dann nicht mehr annehmen, daß z. B. beim Sehen einer weißen Scheibe in *herabgesetzter* Beleuchtung eine „zentrale Aufweißung“ oder beim Sehen einer *schwarzen* Scheibe in *heraufgesetzter* Beleuchtung eine „zentrale Verschwärzlichung“ stattfindet. Wir müssen dann überhaupt die Annahme aufgeben, daß beim Sehen in „nicht normaler“ Beleuchtung eine auf Erfahrung beruhende Transformation im Spiele ist, welche die „physiologischen“ Farben den „normal“ beleuchteten oder „eigentlichen“ Farben angleicht. Und damit können wir auch der Lochschirmbetrachtung (der Reduktion) nicht die Rolle zuschreiben, die Wirksamkeit der (angleichenden) zentralen Faktoren auf das Sehen der „abnorm“ beleuchteten Körperfarben auszuschalten. Gewiß spielt der Lochschirm bei den verschiedenen Versuchen von KATZ eine sehr wichtige Rolle: Er dient nämlich als Mittel, *die Beleuchtungsverhältnisse zu vereinheitlichen*. Diese Funktion des Lochschirmes hat KATZ auch sehr wohl erkannt. Er erklärt (Erscheinungsweisen, S. 98), der Lochschirm lasse die Flächenfarben (= Lochfarben) „in einem Gesichtsfeld derselben Beleuchtungsstärke, genauer gesagt, der des reduzierenden Schirmes erscheinen; im Hinblick auf diesen Effekt der vollständigen Reduktion wollen wir von einer *Reduktion auf dieselbe Beleuchtung* sprechen“. Indessen hat KATZ gerade *diese* — theoretisch maßgebende — Funktion des Lochschirmes für die Auslegung seiner Versuchsergebnisse, soviel ich sehe, nicht in irgendeinem prinzipiellen Sinne verwertet.

Die Schwierigkeit, die den Begriffen Reduktion und Transformation anhaftet, kommt in bemerkenswerter Art in einer Erörterung zum Ausdruck, die MARZYNSKI (zitiert oben S. 614) über den Empfindungsbegriff anstellte. MARZYNSKI lehnt die Anschauung ab, nach der man nur *untransformierte* Farbeindrücke, nicht aber auch transformierte, als Empfindungen im strengen Sinne bezeichnen sollte, und zwar mit der Begründung, daß, wenn man nur das als Empfindung anerkennen wollte, was *vor* der Transformation gegeben ist, man dazu gedrängt würde, „von ‚unbewußten Empfindungen‘ zu reden, was sicherlich zu großen Schwierigkeiten führt.“ Da aber MARZYNSKI am Transformationsbegriff festhält und ihn im KATZschen Sinne auf das Farbensehen in „nicht normaler“ Beleuchtung anwendet, vermag er die von ihm erkannte Schwierigkeit nicht recht zu lösen: Er kommt zu der — wohl gar nicht verifizierbaren — Annahme, daß auch die „normale“ Beleuchtung „psychologische“ Wirkungen haben könnte.

¹ KAILA: Zitiert auf S. 627.

Die theoretischen Annahmen von KATZ sind aus einer bestimmten Problemlage hervorgegangen: sie wurzeln weitgehend in der Scheidung von „niederen“ (sog. „retinal“ bedingten) und „höheren“ (empirisch modifizierten) Sehleistungen in dem oben S. 609f. dargelegten Sinne. Wenn wir nun diese Voraussetzungen von KATZ und seine Theorie ablehnen, so ändert das natürlich nichts an der Gültigkeit des von ihm gewonnenen Tatsachenmaterials. Aber um dieses Tatsachenmaterial zu verstehen, wird man wohl das ganze Problem der Farbenkonstanz in einem anders zentrierten Sinne betrachten müssen. Auf die Frage, in welcher Richtung die positive Erklärung zu suchen sein dürfte, wollen wir in unseren Schlußbetrachtungen eingehen. Vorerst müssen wir uns anderen, neueren Entwicklungen unseres Problems zuwenden.

VII. Neuere theoretische Auffassungen.

Wir haben hier in erster Linie die von E. R. JAENSCH und seinen Mitarbeitern durchgeführten *vergleichenden* Untersuchungen über *Farbenkonstanz* und *Farbenkontrast* sowie einen Erklärungsversuch von BÜHLER ins Auge zu fassen. Die Überlegungen dieser beiden Autoren unterscheiden sich sowohl in bezug auf ihren Ausgangspunkt wie auch in bezug auf die theoretischen Annahmen, zu denen sie geführt haben. Wenn wir auch keiner der beiden Betrachtungsweisen werden zustimmen können, so glauben wir dennoch, daß sie in der Entwicklungsgeschichte unseres Problems, speziell in dem Streit um eine mehr „physiologische“ oder eine mehr „psychologische“ Erklärungsweise eine beachtenswerte Rolle spielen.

Im Gegensatz zu der „psychologisch“ zentrierten Theorie von KATZ entwickelt BÜHLER an der Hand einer physikalisch-physiologischen Hypothese (Luftlichthypothese) die Annahme, daß die Erscheinungen der Farbenkonstanz nicht „zentraler“, sondern „peripherer“ Herkunft sind. Er sucht also wieder zu zeigen, daß es sich bei der Farbenkonstanz um den Effekt einer „elementaren“ Reaktionsform handelt. JAENSCH aber will, indem er die strenge Scheidung ablehnt, die KATZ zwischen Farbenkonstanz und Farbenkontrast vollzogen hatte (vgl. oben S. 647), eine Synthese zwischen diesen beiden Gebieten stiften; zwar nicht in der HERINGSchen Form — eine *Zurückführung* der Farbenkonstanz auf Farbenkontrast lehnt JAENSCH genau so wie KATZ durchaus ab —, wohl aber glaubt er, daß Farbenkonstanz und Farbenkontrast in einem inneren Wesenszusammenhange stehen und deshalb einer gemeinsamen Wurzel entspringen. Es handelt sich also bei JAENSCH um den Versuch, den Gegensatz zwischen einer mehr peripher und einer mehr zentral gerichteten Erklärungsweise zu überbrücken und ihn aufzuheben.

1. Die Luftlichthypothese von BÜHLER.

In den Ausführungen BÜHLERS über Farbenkonstanz steht im Vordergrund die Frage nach dem Beleuchtungsmoment. Er will zeigen, wie Beleuchtungseindrücke entstehen und welche Rolle ihnen im Aufbau unserer Farbwelt zukommen. KATZ war der Meinung, daß die Trennung von „Beleuchtung“ und „Beleuchtetem“ ein Entwicklungsprodukt ist, BÜHLER hingegen sucht nachzuweisen, daß das Beleuchtungsmoment auch in *genetischer* Hinsicht ein *primäres* Phänomen ist. Er erklärt gelegentlich¹: „Um der Deutlichkeit wegen die Sache einmal auf die Spitze zu treiben, so meine ich, daß wir uns die primitivsten Seh eindrücke niederer Tiere nach Analogie des Beleuchtungsmomentes, das heute

¹ Gegenbemerkungen zu der Kritik von KATZ: Psychol. Forschg 5, 182ff. (1924).

noch in unseren differenzierten Wahrnehmungen enthalten ist, vorzustellen haben, daß Tag und Nacht, Hell und Dunkel die erste Dimension des aufkommen- den Sehens war.“ Diesen, fraglos etwas Richtiges enthaltenden Kerngedanken kleidet nun BÜHLER in folgende Theorie ein.

Ausgehend von Untersuchungen von L. WEBER¹ über die Albedo des Luftplanktons, macht BÜHLER die Annahme, daß neben der Strahlung, die ein Körper uns zureflektiert, die Strahlung der Luft vor und um den Körper einen gesonderten, physiologisch wirksamen Reiz für unser Auge darstellt. Dieses *zerstreute Luftlicht* bildet nach BÜHLER den (selbständigen) Reiz für die Wahrnehmung des von subjektiver Helligkeit erfüllten leeren Raumes (die dem Luftlicht zugeordnete Helligkeit erfüllt den angeblich leeren Sehraum), wie auch für eine eigene Beleuchtungsempfindung; die Helligkeit der Luft soll direkt gesehen, empfunden werden. Danach sollen also die Eindrücke von „Beleuchtung“ und „Beleuchtetem“ getrennte Reize haben. Eine derartige physikalisch-physiologische Vorstellung könnte, falls sie zutreffen würde, natürlich ganz neue Möglichkeiten für die Behandlung der Frage nach den gesetzmäßigen Beziehungen von Beleuchtung und Beleuchtetem eröffnen. Indessen hat sich die BÜHLERSche Theorie (die den Namen „neue Duplizitätstheorie“ erhalten hatte), so einfach sie zunächst erscheinen mag, als unhaltbar erwiesen². Wir müssen aber trotzdem etwas ausführlicher auf sie eingehen, weil eine ganze Reihe neuerer und jüngster Veröffentlichungen noch immer von den Ideen BÜHLERS in weitgehendem Maße beherrscht werden.

Die Luftlichthypothese und die Konstanz der tonfreien Farben der Sehdinge bei Wechsel der Beleuchtungsstärke. Wie kommt die Konstanz tonfreier Farben nach BÜHLER zustande? Er erklärt: „Angenommen, jene Körperstrahlung ist nicht die einzige, die gleichzeitig ins Auge gelangt, sondern die Luft vor und um den Körper strahlt ebenfalls, und zwar dem Auge merklich. Diese Luftstrahlung sei ihrer Stärke nach eindeutig abhängig, sei ein Ausdruck von der im Raume „herrschenden“, also auch den Körper treffenden Beleuchtungsstärke. Dann könnte diese wirksame Luftstrahlung den gesuchten Maßstab bieten, dann könnte sich aus der gesehenen Luftelligkeit die Graunance des Körpers gemäß seinem Albedograde abheben“ (Handbuch, S. 97).

Wie will nun BÜHLER erklären, daß wir tonfreie Körperfarben, die sich unter verschiedenen starken Beleuchtungen befinden, unter Umständen gar nicht im Sinne der Farbenkonstanz sehen? Wenn wir z. B. bei den Versuchen über Beleuchtungsperspektive oder beim Beschattungsversuch usw. die beiden zu vergleichenden Scheiben auf ihre Eindringlichkeitsgrade (oder auch „Intensitätsgrade“) hin betrachten, so sehen wir ja die beiden Scheiben vergleichsweise so, wie es den objektiven Strahlungsverhältnissen entspricht. Vermöge welcher Einrichtungen oder Vorgänge machen wir in solchen Fällen den „wirksamen“ Luftlichtreiz unwirksam? Ich habe bei BÜHLER keine Anhaltspunkte für die Beantwortung dieser Frage gefunden, ebenso wenig für die Erklärung einer ganzen Reihe anderer von KATZ festgestellter Tatsachen. Darauf hat KATZ schon in seiner Besprechung des BÜHLERSchen Buches hingewiesen³. (Wir erinnern hier nur an die Unterschiede des direkten und indirekten, des monokularen und binokularen Sehens, an die Unterschiede bei Variation der Betrachtungszeit, an die Feldgrößensätze und an die großen individuellen Differenzen bei allen messenden

¹ WEBER, L.: Die Albedo des Luftplanktons. Ann. Physik (4) **51**, 428 (1916) [zitiert nach BÜHLER: Handbuch, S. 30].

² KATZ, D.: Neue Beiträge zu den Erscheinungsweisen der Farben. Luftlicht und Beleuchtungseindruck. Z. Psychol. **95**, 129ff. (1924).

³ KATZ: Psychol. Forschg **5**, 171ff. (1924).

Versuchen.) Ferner ist hervorzuheben, daß wir subjektive Verschiedenheiten im Beleuchtungseindruck ohne jede objektive Verstärkung oder Abschwächung des „Luftlichtreizes“ wahrnehmen können. Solche subjektive Veränderungen im Beleuchtungseindruck stellen sich z. B. bei den *Phänomenen der Mikropsie* ein, die man etwa durch unmittelbar vor das Auge gesetzte Konkavlinsen erzeugt (Linsenmikropsie). Schon KOSTER¹ hat auf die scheinbare Zunahme der allgemeinen Beleuchtung bei Mikropsie hingewiesen. Zu erwähnen ist auch, worauf MINTZ² neuerdings aufmerksam machte, daß zwei Felder von verschiedenen figuralen Eigenschaften und mit verschiedenen Umgebungen trotz objektiv gleicher Beleuchtung verschieden beleuchtet aussehen können, und daß „eine Änderung der Helligkeit der Umgebung eines dieser Felder . . . die Verschiedenheit der Beleuchtungseindrücke beinahe zum Verschwinden bringen kann“. Solche Beobachtungen, die in ähnlicher Form auch von TH. CRAMER³ und M. EBERHARDT⁴ gemacht wurden, widersprechen natürlich der Luftlichthypothese.

Um die Luftlichthypothese zu verdeutlichen und auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen, schlägt BÜHLER folgenden Versuch vor: „Gegeben seien zwei ganz gleiche, zimmergroße, kugelförmige Innenräume, von denen der eine schwarz, der andere weiß gestrichen ist. Das Auge des Beobachters wird im Zentrum jeder Kugel angenommen, die Beleuchtung (etwa von einer möglichst punktförmigen Lichtquelle über seinem Kopfe) sei so eingestellt, daß von der Flächeneinheit der einen Kugel genau so viel, und zwar weißes Licht wie von der Flächeneinheit der anderen in dies beobachtende Auge gelangt. Außerdem seien beide Oberflächen ohne sichtbares (schattenwerfendes, abgeschattetes) Korn und auch sonst kein Schatten im Gesichtsfeld. Die Frage ist, ob dies Auge (etwa beim sukzessiven Vergleich) imstande wäre, die eine Wand als schwächer beleuchtet weiß von der anderen als stärker beleuchtet schwarz, d. h. tief schwarzgrau zu unterscheiden. Der photographische Apparat kann dies nicht, vielleicht aber unter bestimmten Bedingungen das menschliche Auge. Zu ermitteln ist, unter welchen Bedingungen und kraft welcher Einrichtungen.“ (Handbuch, S. 74/75.) — Mit Recht bemerkte KATZ⁵, daß BÜHLER „in dem Aufbau dieses Gedankenexperiments alle für die Albedo- und Beleuchtungswahrnehmung irgendwie maßgebenden Umstände in einer Weise festgelegt hat, daß überhaupt nicht einzusehen ist, welche denn noch sollten variieren können . . . *Das Auge wird selbstverständlich die beiden Wände nicht unterscheiden können*“.

H. BOCKSCH⁶, der den Gedanken BÜHLERS zu stützen erstrebt, versuchte den BÜHLERsehen „Zweikugel-Versuch“ in den Bereich der Wirklichkeit zu übertragen. Der Versuch, der mit Hilfe einer eigens konstruierten Doppelzelle durchgeführt wurde, fiel aber „gegen die Annahme des Luftlichtes als eines besonders wirksamen peripheren Faktors für die Erfassung der Raumbelligkeit“ aus. Es ist mir daher unverständlich geblieben, weshalb eigentlich BOCKSCH trotzdem glaubt, die BÜHLERSche Theorie „in weitem Ausmaße“ „experimentell und exakt“ bewiesen zu haben.

KATZ⁷ hat nun durch eine Reihe von Versuchen erwiesen, daß das Luftlicht „in dünnen Schichten für das menschliche Auge unterhalb seiner Empfindungsschwelle liegt und somit auf keine Weise die Rolle zu spielen vermag, welche die neue Theorie ihm zumutet“. Ein messender Versuch, den KATZ im Freien zur Bekräftigung seiner übrigen Befunde durchgeführt hat, und der die völlige Bedeutungslosigkeit des Luftlichts erwies, sei hier wörtlich wiedergegeben:

„Aus einer Serie grauer Papiere werden zwei ausgewählt, von denen das eine einen Kreiswert von etwa 21° W, das andere von etwa 23° W besitzt. Aus dem helleren Papier

¹ KOSTER: Graefes Arch. 42.

² MINTZ, A.: Über äquidistante Helligkeiten. Ein Beitrag zur Lehre von der optischen Feldgliederung. Psychol. Forschg 10, 299ff. (1928).

³ TH. CRAMER (in der oben S. 633 zitierten Abhandlung) zeigte u. a., daß eine Beleuchtungsfarbe durch veränderte Gliederung des Sehfeldes in den Eindruck einer Körperfärbung übergeführt werden kann.

⁴ EBERHARDT, M.: Untersuchungen über Farbschwellen und Farbenkontrast. Psychol. Forschg 5, 90ff. (1924).

⁵ KATZ: Psychol. Forschg 5, 175 (1924).

⁶ BOCKSCH, H.: Duplizitätstheorie und Farbenkonstanz. Z. Psychol. 102, 338, spez. 396ff. (1927).

⁷ KATZ: Z. Psychol. 95, 129ff. (1924).

werden zwei quadratische Stücke von 3 resp. 60 mm Seitenlänge ausgeschnitten und auf zwei quadratische Stücke des dunkleren Papiers von 10 resp. 200 mm Seitenlänge konzentrisch aufgeklebt. Bei Betrachtung des kleineren so entstandenen Reizobjektes aus einer Entfernung von 30 cm . . . hebt sich das hellere Papier eben vom Hintergrund ab. Die so gewonnene Schwelle liegt, da sie dauernd erkennbar ist, ein wenig höher, als eine nach der Grenzmethode ermittelte Schwelle liegen würde, aber doch bedarf es nur eines mäßigen gleich großen Lichtzuwachses für die Figur und den Grund, um sie ununterscheidbar zu machen. Es genügt, in einem mit Wasser gefüllten Glastrog ein kleines Quantum Milch hineinzuschütten, und die so entstandene gar nicht beträchtliche Trübung verschluckt die Helligkeitsdifferenz zwischen Figur und Grund völlig. Es wird nun — damit kommen wir zum zweiten Schritt unseres Versuchs — das größere Reizobjekt aus einer Entfernung von 6 m betrachtet, einer Entfernung also, bei der Abbildungs- und Kontrastverhältnisse auf der Netzhaut die gleichen sind wie bei dem kleineren Reizobjekt und wobei sich nur die zu durchblickende Luftschicht um das 20fache vergrößert. Welches ist die Wirkung? Die Figur hebt sich genau so gut ab wie bei dem kleineren Reizobjekt. Aber selbst wenn ich mich bis auf 45 m entferne, . . . ändert sich an der Erkennbarkeit der Figur nicht das geringste. Das Licht einer Luftschicht von 45 m hat also nicht den leisesten Einfluß auf eine Schwelle, wie wir sie hergestellt haben, und kommt also an Lichtmächtigkeit nicht an die einer dünnen Schicht einer nur schwach getrübbten Flüssigkeit heran. Wie soll das Licht einer Luftschicht von 30 cm nach den von BÜHLER genannten zwei Richtungen maßgeblich die Wahrnehmung des Auges bestimmen, wenn es selbst mit Hilfe des Multiplikators 150 keinen Einfluß auf eine Schwelle auszuüben vermag! Unser Versuch zeigt, daß das Luftlicht auf Strecken bis wenigstens 45 m hier als Reiz vernachlässigt werden darf.“ (S. 134—135.)

BOCKSCH (a. a. O.) erhebt nun den Einwand, daß die vorstehenden Versuche von KATZ „an der BÜHLERSchen Theorie überhaupt vorbeigehen“. Wir können uns aber hier nicht auf solche Einzelausinandersetzungen einlassen, um so mehr als ich nicht einzusehen vermag, wie BOCKSCH bestimmte Thesen von KATZ hinsichtlich der Gegebenheitsweise des leeren Raumes anerkennt, Thesen, die der Luftlichthypothese grundsätzlich widersprechen, und zugleich doch glaubt, die BÜHLERSche Theorie „in ihrem allgemeinen Ansatz“ erwiesen zu haben.

Die Luftlichthypothese und die Farbenkonstanz bei Wechsel der Beleuchtungsfarbe. Neue Schwierigkeiten erwachsen der Luftlichthypothese gegenüber den Tatsachen der Farbenkonstanz bei Wechsel der Beleuchtungsfarbe. Diese Schwierigkeiten hat BÜHLER nicht etwa übersehen, aber ich glaube, daß er sich vergeblich bemüht hat, sie zu beseitigen. Er sucht ihnen dadurch zu entgehen, daß er die Farbenkonstanz bei Änderungen der Beleuchtungsfarbe *scharf absondert* von der Beständigkeit der *tonfreien* Körperfarben bei Variation der Beleuchtungsstärke. Auf die Frage: „Bleibt ein Blatt Papier weiß, das Gras grün und das Blut rot, auch wenn ich sie samt dem Beleuchtungsraume statt mit weißem mit beliebigem anderen Lichte beleuchte?“ antwortet BÜHLER: „Die Annahme einer strengen Gültigkeit des Konstanzsatzes in diesem weiten Umfange müßte zu absurden Konsequenzen führen. Man stelle sich nur eine annähernd monochrome Beleuchtung vor und fordere, daß in ihr alle Reflexionsfarben der Körper ähnlich wie bei weißer Beleuchtung zu Gesichte kommen sollen; also z. B. in rotem Lichte eine möglichst gesättigte blaugrüne Farbe. Ein roher Versuch mit der Rotlampe einer photographischen Dunkelkammer belehrt jeden, daß nicht nur das Grünblau fast tonlos schwarz, sondern auch alle anderen Farben gründlich verändert aussehen; Farbengleichungen in weißer Beleuchtung eingestellt, sind in der roten nicht mehr gültig und umgekehrt, usw. Wie sollte dem auch anders sein?“ (Handbuch, S. 105.) — Gewiß, aber noch niemand hat die Gültigkeit des Konstanzsatzes so ganz allgemein und ohne jede nähere Einschränkung behaupten wollen. Man weiß z. B., daß ein kleines, rotes Papierschnitzel, das unmittelbar vor einem größeren, objektiven Spektrum gehalten und an ihm entlang geführt wird, nur solange rot bleibt, als man es im Lichte des langwelligen Endes des Spektrums hält und daß es völlig schwarz erscheint, sobald man es in den Bereich der mittleren Wellenlängen bringt. Wie steht es aber theoretisch um die *tatsächlich* nachweisbare Farbenkonstanz bei Variation der Beleuchtungsfarbe, auch wenn man, wie es hier geschah, ihre quantitative Unterlegenheit gegenüber der

Farbenkonstanz bei Änderung der Beleuchtungsstärke besonders betont? Wie sind alle jene Phänomene, über die wir S. 624ff. berichtet haben, zu begreifen?

Den Photometerversuch von HERING erklärt BÜHLER aus versuchsmethodischen Gründen für nicht einwandfrei. Aber seine Einwände dürften schon deshalb kaum zwingend sein, weil man ja das Ergebnis des Photometerversuches — das Umschlagen aus Braun in Blau — auch unter ganz anderen Bedingungen nachweisen kann. Wir haben das bei der Beschreibung derjenigen Versuche von KATZ, bei denen nur eine Gesichtsfeld*partie* buntfarbig (durch Gasglühlicht) beleuchtet wurde (oben S. 624), ausdrücklich hervorgehoben. Selbstverständlich liegt bei Beleuchtung durch eine Gasflamme nicht das gewohnte, von der weißen Beleuchtung her bekannte Blau vor, sondern ein Blau „rötlich-gelber Beleuchtung“. Das hat aber schon KATZ bemerkt (Erscheinungsweisen, S. 274), und zwar *gegen* HERING, der noch nicht die Tatsache herausgearbeitet hatte, daß Farbeindrücke, die man in einem buntfarbig beleuchteten Raume antrifft, niemals denjenigen völlig gleichen, die man in einem qualitativ normal beleuchteten Gesichtsfeld vorfindet.

Von sonstigen Versuchen in buntfarbiger Beleuchtung bespricht BÜHLER in diesem Zusammenhange nur noch den „Zweizimmerversuch“ von KATZ. Er erklärt, wenn ich recht verstehe, daß Versuche mit weißen Scheiben in buntfarbiger Beleuchtung für den Nachweis einer Farbenkonstanz nicht entscheidend sind, denn es handle sich bei den Unterschieden, die hier zwischen den Lochfarbengleichungen und den Einstellungen bei freier Beobachtung gefunden würden, nur um *Sättigungsverschiebungen*; die weiße Scheibe „verblasse nur“, wenn man den Lochschirm entfernt und zur Betrachtung der Scheibe durch die Öffnung der Verbindungstür übergeht. Wie steht es aber um die Versuche mit *bunten* Scheiben in (nicht zu gesättigter) bunter Beleuchtung?

BÜHLER sagt ferner (Handbuch, S. 110): „Wer bei Gas- oder elektrischer Beleuchtung das Blau eines Heftumschlages (dunkles Aktendeckelblau) genau ins Auge faßt, wird je länger je mehr schwankend in seinem Urteil, ob hier wirklich das gewohnte Blau oder nicht eher ein bläuliches Violett vorliegt; bei schrägem Aufblick gegen die Lichtquelle hin, wenn die Oberflächenstruktur verschwimmt und ein Schimmer von Glanz auftritt, ist dies unverkennbar. Sollte ich, solange ich nicht darauf achtete, den Aktendeckel anders, nämlich rein blau ‚gesehen‘ haben? Beurteilt ja, aber gesehen doch wohl kaum.“ — Ich fürchte, daß BÜHLER mit seiner begrifflichen Scheidung von „urteilen“ und „sehen“ ein Erklärungsprinzip erneuert, das man heute nicht mehr gern verwendet, und welches daher kaum befriedigen wird. Im übrigen ist diese begriffliche Trennung hier absolut nicht notwendig, denn es handelt sich bei dem, was BÜHLER meint, um verschiedene, miteinander gar nicht ohne weiteres vergleichbare Sehreaktionen, nicht aber um „urteilen“ auf der einen und „sehen“ auf der anderen Seite. Denn wer bei Gas- oder elektrischer Beleuchtung das Blau des Heftumschlages „genau“ und „länger“ ins Auge faßt, betrachtet eben den Heftumschlag nicht mit jener Unbefangenheit, mit der wir uns im gewöhnlichen Leben den Objekten zuwenden, sondern der betreffende verwirklicht, wenn auch unabsichtlich, jene „kritisch-subjektivistische“ Sehweise, die, wie wir wissen, für das Zustandekommen der Konstanzphänomene sehr hinderlich ist. KATZ (Erscheinungsweisen, S. 209) hat sogar ausdrücklich betont, daß sich ein „kritisches“ Verhalten „leicht einschleiche“, wenn man eine Oberflächenfarbe nichtnormaler Beleuchtung *längere Zeit* betrachtet, und daß sich „Konzentration der Aufmerksamkeit auf den farbigen Eindruck und Abwendung vom farbigen Objekt als nachteilig für die Wahrnehmung der eigentlichen Farben der Objekte erweisen“. (Erscheinungsweisen, S. 224.) Wenn aber BÜHLER behauptet, es werde bei schrägem Aufblick gegen die Lichtquelle, wenn die Oberflächenstruktur verschwimmt und ein Schimmer von Glanz auftritt, *unverkennbar*, daß man den Aktendeckel bläulich violett, nicht aber in dem gewohnten Blau sehe, so ist das unbedingt richtig, weil man ja dabei die Oberflächenstruktur nicht wahrnimmt und bis zu einem gewissen Grade so sieht, wie es den Verhältnissen bei Verwendung eines Lochschirmes entspricht. BÜHLER hat also, *Farbenreaktionen im Auge, bei denen, wie schon HERING und später KATZ hervorhoben, Phänomene der Farbenkonstanz nicht oder nur sehr unvollkommen zustande kommen.*

Im unmittelbaren Anschluß an die eben besprochenen Ausführungen fährt BÜHLER folgendermaßen fort: „Eine weniger gebräuchliche Farbe, das blasser Lila mancher Geranien oder der Kelchblätter und Staubfäden von Fuchsenblüten, ein blasses Lila mit viel rot und wenig blau schlägt bei künstlicher Beleuchtung sofort klar und zwangsmäßig in Gelbrot um; ich bin nicht imstande, es wie bei Tage bläulich zu sehen. . . .“ Diese Beobachtung kann ich aus eigener Erfahrung mit entsprechend gefärbten Seidenpapieren bestätigen, und sie ist deshalb wichtig, weil sie zeigt, daß die gelbliche Lampenbeleuchtung für Farbenkonstanzversuche mit einem *blassen* Lila und ähnlich blassen Objektfarben bereits zu intensiv farbig ist.

BÜHLER will, wie er selbst erklärt, die Farbenkonstanz bei wechselnder Beleuchtungsfarbe keineswegs ganz in Abrede stellen, er betont nur ihre außer-

ordentliche Unterlegenheit gegenüber der relativen Beständigkeit tonfreier Körperfarben bei Wechsel der Beleuchtungsstärke. Mit dieser Trennung der beiden Erscheinungsgruppen glaubt nun BÜHLER die Luftlichthypothese stützen zu können. Er sagt (Handbuch, S. 112): „Erfüllt von dem HERINGSchen Photometerversuch sah ich in der Tatsache, daß der Farbenton genau wie die Helligkeit *beleuchtungsbeständig* sei, den großen und kaum wegzubringenden Stein des Anstoßes für die Hypothese des optischen Einflusses der Luft. Denn der *Helligkeit* ist physikalisch gleich zu begreifen; aber daß sie beliebige und beliebig starke Tönungen annehmen könnte, ist es nicht; es sei denn, manbürde den Staubpartikelchen in ihr eine optische Traglast auf, der sie kaum gewachsen sein dürften. Außerdem müßten die in Rede stehenden Phänomene in dem Maße wie die Luft staubfrei wird, verschwinden. Jetzt aber ergibt sich, daß dieser Stein des Anstoßes wohl überhaupt nicht so groß ist, wie er anfangs aussah, die Beleuchtungsbeständigkeit des Farbentones ist von einer viel geringeren Größenordnung wie die Beständigkeit der Grauqualität im Wechsel der Beleuchtungsstärke. Genau dies, und daß die Beleuchtungsbeständigkeit des Farbentons variere mit der Staubbichte und der Dicke der durchblickten Luftschicht, verlangt unsere Hypothese . . .“ Danach scheint BÜHLER folgendes anzunehmen: Bei völlig staubfreier Luft muß jede Konstanz des Farbentones im Wechsel der Beleuchtungsfarbe fehlen, sind aber genügende Staubpartikelchen vorhanden, dann ist „Luftfarbigkeit“ in dem Maße vorhanden, als die Reflexion der Staubpartikelchen in Betracht kommt; dann gibt es wieder einen peripher wirksamen Reiz als Maßstab der Beleuchtungsfarbe und dementsprechend auch eine gewisse Konstanz des Farbentones. Indessen fehlt, wie schon KATZ¹ hervorhob, jeder Beweis dafür, „daß die Beleuchtungsbeständigkeit des Farbentones mit der Staubbichte und der Dicke der durchblickten Luftschicht variiert“.

Die Ablehnung der BÜHLERSchen Theorie schließt nicht die Anerkennung aus, daß BÜHLER im Recht ist, wenn er mit besonderem und wohl größerem Nachdruck, als es vor ihm geschah, die quantitative Unterlegenheit der Farbenkonstanz bei Wechsel der Beleuchtungsfarbe gegenüber der bei Variation der Beleuchtungsstärke betont hat.

Die theoretischen Ansätze BÜHLERS bildeten den Antrieb zu einer Reihe von Untersuchungen, die H. BOCKSCH und die St. KRAUSS², teils gemeinsam, teils unabhängig voneinander, durchgeführt haben. Indessen möchten wir von einer Inhaltsangabe dieser Arbeiten hier absehen; wir können nur ganz wenigem zustimmen, das meiste lehnen wir ab. Aber eine verständliche sachliche Widerlegung ist nur bei eingehender Berücksichtigung aller Einzelheiten möglich. Wir verweisen daher auf die soeben erschienene Kritik von KATZ³, der die Ergebnisse, die Untersuchungsmethoden und die Hypothesenbildungen der genannten Au-

¹ KATZ: Psychol. Forschg **5**, 177 (1924).

² (1) BOCKSCH, H. u. St. KRAUSS: Bunte Farben in bunter Beleuchtung. Z. Psychol. **99**, 202ff. (1926). — (2) KRAUSS, St.: Das Farbensehen in bunter Beleuchtung und die Farbenkonstanz der Sehdinge. Ebenda **100**, 50ff. (1926). — (3) KRAUSS, St.: Ein räumliches Weißphänomen bei bunter Beleuchtung. Pflügers Arch. **212**, 547ff. (1926). — (4) KRAUSS, St.: Stäbchenfunktion und Farbenkonstanz. Z. Sinnesphysiol. **57**, 262ff. (1926). — (5) KRAUSS, St.: Die Beleuchtung im Sehen des total Farbenblinden. Z. Psychol. **102**, 219ff. (1927). — (6) BOCKSCH, H.: Duplizitätstheorie und Farbenkonstanz. Ebenda **102**, 338ff. (1927). — (7) KRAUSS, St.: Tatsachen und Probleme zu einer psychologischen Beleuchtungslehre auf Grundlage der Phänomenologie. Arch. f. Psychol. **62**, 179ff. (1928). Ferner: Wahrnehmungsanalyse der Beleuchtung. Bericht über den X. Kongr. f. exper. Psychol., S. 133ff. Jena: Fischer 1928.

³ KATZ, D.: Psychol. Forschg **11**, 133—156 (1928); Z. Psychol. **107**, 418ff. (1928).

toren ausführlich bespricht. Wir stimmen ihm zu, die „Erwiderungen“ von KRAUSS¹ aber halten wir nicht für geeignet, die konkreten Einwände von KATZ auch nur im geringsten zu entkräften.

2. JAENSCHS Untersuchungen über Farbenkonstanz und Farbenkontrast.

Den zentralen Gedanken, der JAENSCHS Untersuchungen beherrscht, haben wir bereits oben S. 656 kurz erwähnt. JAENSCH lehnt eine scharfe Trennung zwischen *Farbenkonstanz* und *Farbenkontrast* ab. Er stimmt zwar KATZS Meinung zu, daß die Farbenkonstanz nicht auf den Kontrast zurückführbar ist, aber im Gegensatz zu der von KATZ vertretenen Ansicht, daß die Phänomene der *Farbenkonstanz* „zentraler“ (psychologischer), die des simultanen *Farbenkontrastes* hingegen „peripherer“ (physiologischer) Herkunft seien (vgl. oben S. 647), behauptet er, daß *beide* Erscheinungsgruppen in einem *Wesenszusammenhange* stehen, wobei aber die Farbenkonstanz (die sog. Berücksichtigung der Beleuchtung), nicht aber der Kontrast, das Primäre und Ursprüngliche sein soll. Diese Anschauung gründet JAENSCH auf eine Reihe eigener Untersuchungen, die gezeigt haben sollen, daß quantitative Gesetze des Kontrastes und der Farbenkonstanz („Transformation“) „bis ins einzelne hinein“ einen analogen Bau aufweisen.

JAENSCH, der in seinen Veröffentlichungen ebenfalls den Ausdruck „Transformation“ verwendet, unterscheidet *Helligkeits-* und *Farbentransformation*; jene soll beispielsweise beim Beschattungsversuch von KATZ (oben S. 620) vorliegen, diese bei Versuchen mit buntfarbiger Beleuchtung. JAENSCH erklärt aber des öfteren, daß „Transformation“ nicht etwa der Ausdruck für eine bestimmte Theorie sein soll, sondern nur eine Bezeichnung für den *Vorgang*, vermöge dessen eine beschattete oder eine farbig beleuchtete Scheibe ihren qualitativen Charakter in hohem Maße bewahrt.

JAENSCH stellte folgenden *Hauptsatz* über die innere Zusammengehörigkeit von Kontrast und Farbenkonstanz auf: „Grundgesetze des Kontrastes gehen über in Grundgesetze der Transformationsfarben, wenn man in den Kontrastgesetzen den Terminus ‚Umfeld‘ ersetzt durch den Terminus ‚beleuchteter Raum‘“ (sog. Überführungssatz)². Die einzelnen Sätze, die im Sinne dieses Hauptsatzes zusammengehören sollen, nennt JAENSCH „Parallelgesetze“, die verwendete experimentelle Methode aber bezeichnet er als „Methode der Parallelversuche“.

Das *allgemeine Prinzip der Parallelversuche* verlangt nach JAENSCH, daß man im Gebiete des Kontrastes und in dem der Farbenkonstanz „analoge“ quantitative Versuche durchführt. Das von JAENSCH angegebene methodische Prinzip besteht nun darin, daß man bei Versuchen über Farbenkonstanz an der *Scheibe*, die der „abnormen“ Beleuchtung (z. B. Beschattung, farbigen Beleuchtung) ausgesetzt wird, dieselben Veränderungen ausführt, die bei den parallel anzustellenden Kontrastversuchen am „*Infeld*“ (am kontrastleidenden Felde) ausgeführt werden, und daß man bei Versuchen über Farbenkonstanz an der „abnormen“ *Beleuchtung* dieselben Veränderungen vornimmt, die bei den entsprechenden Kontrastversuchen am „*Umfeld*“ (am kontrasterregenden Felde) vorgenommen werden. Dieses allgemeine Versuchsprinzip sollte sowohl bei den vergleichenden Untersuchungen über *Helligkeitskontrast* und *Helligkeits-,transformation*“ wie auch bei den Parallelversuchen über *farbigen Kontrast* und *Farben-,transformation*“ in Anwendung gebracht werden. In Wirklichkeit aber

¹ KRAUSS, St.: Psychol. Forschg **11**, 157–170 (1928).

² Dieser Hauptsatz wurde von JAENSCH bereits 1912 formuliert und dann 1914 erneut ausgesprochen. Vgl. den Bericht über den V. und über den VI. Kongreß für exper. Psychologie, Leipzig: Barth 1912 u. 1914.

geschah dies nicht: wie wir sehen werden, wurden der *farbige* Kontrast und die Farbenkonstanz bei Variation der Beleuchtungs*farbe* auf eine andere Weise miteinander verglichen als der *Helligkeits*kontrast und die Beständigkeit der *tonfreien* Farben bei Variation der Beleuchtungs*stärke*.

Die eben erwähnte Verschiedenheit der bei den verschiedenen Untersuchungen benutzten *Methoden* veranlaßt uns, zunächst und gesondert die Versuche von JAENSCH und E. A. MÜLLER¹ ins Auge zu fassen, die lediglich den *Helligkeits*kontrast und die *Helligkeitstransformation* nebeneinander untersuchten. Indessen sollen hier nicht einzelne als Parallelgesetze geltend gemachte Resultate der genannten Autoren dargelegt und kritisch besprochen werden. Dies hat bereits G. E. MÜLLER² getan, der den Nachweis erbringen konnte, daß der von JAENSCH behauptete strenge Parallelismus zwischen Farbenkonstanz und -kontrast nicht besteht: verschiedene quantitative Resultate von JAENSCH und E. A. MÜLLER zeigten ja sogar das *Gegenteil* von einem parallelen Verlauf der beiden Erscheinungsgruppen. Außerdem hat G. E. MÜLLER eine ganze Reihe anderweiter Tatsachen hervorgehoben, die einen „Parallelismus“ zwischen Farbenkonstanz und -kontrast ausschließen oder zum mindesten unwahrscheinlich machen. Dies alles soll hier nicht wiederholt werden. Wohl aber wollen wir, das Prinzipielle der Methoden ins Auge fassend, von einer anderen Seite klarzulegen versuchen, weshalb auf einen Parallelismus im Sinne von JAENSCH aus seinen Versuchen nicht geschlossen werden kann.

Die speziellen Methoden, die JAENSCH und E. A. MÜLLER für Versuche über Helligkeitskontrast einerseits und für Versuche über (tonfreie) Farbenkonstanz andererseits benutzten, waren: für den *Kontrast*: 1. „*Lochmethode*“ am Nuanenierungsapparat nach dem von HERING (Lichtsinn, S. 121) angegebenen Prinzip; 2. die „*Tunnelvorrichtung*“ nach HESS und PRETORI³; für die *Farbenkonstanz* aber: die oben S. 620 ausführlich beschriebene *Beschattungsmethode* von KATZ.

Wendet man nun das vorhin angegebene allgemeine „Prinzip der Parallelversuche“ das eine Mal auf Untersuchungen des simultanen Helligkeitskontrastes, das andere Mal auf Untersuchungen über Beschattung tonfreier Oberflächenfarben an, so konstatiert man sofort, daß von einer „parallelen“ oder „analogen“ Variation der Versuchsbedingungen für Kontrast und Farbenkonstanz gar nicht gesprochen werden kann⁴. Wenn man bei Kontrastversuchen — einerlei nach welcher Methode sie angestellt werden — irgendeine Veränderung am *Umfeld* vornimmt, dann bleibt das *Infeld* objektiv unverändert; es reflektiert unserem Auge dieselbe Strahlung zu wie *vor* der ausgeführten Umfeldveränderung. Wenn man hingegen beim Beschattungsversuch von KATZ Veränderungen an der *Beleuchtung* vornimmt, z. B. verschiedene Beschattungsgrade wählt (vgl. oben S. 621), dann ändert man natürlich zugleich auch die Intensität der Strahlung, die von der beschatteten Scheibe (= dem „*Infelde*“ bei der „*Transformation*“) ausgeschickt wird; je tiefer beispielsweise die Beschattung erfolgt, um so lichtschwächer wird die Scheibe. Angesichts einer derartigen Verschiedenheit der

¹ JAENSCH, E. R. und E. A. MÜLLER: Zitiert auf S. 624. Vgl. ferner E. R. JAENSCH: Parallelgesetz über das Verhalten der Reizschwellen bei Kontrast und Transformation. Z. Psychol. **83**, 342ff. (1920).

² MÜLLER, G. E.: Über JAENSCHS Zurückführung des Simultankontrastes auf zentrale Transformation. Z. Psychol. **93**, 1ff. (1923).

³ HESS, C. und H. PRETORI: Messende Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des simultanen Helligkeitskontrastes. Graefes Arch. **40** (H. IV) 1ff. (1894). Man vgl. auch HERING, Lichtsinn, S. 126ff.

⁴ Daß bei Untersuchungen über Simultankontrast wesentlich andere Versuchsbedingungen vorliegen als bei Versuchen über Farbenkonstanz, darauf haben schon E. KAILA (zitiert auf S. 627) und später R. GRANIT [Farbentransformation und Farbenkontrast, Skand. Arch. Physiol **48**, 218 (1926)] hingewiesen.

Versuchsbedingungen und -variationen muß man sich von vornherein fragen, wie selbst dann, wenn die quantitativen Resultate äußerlich einen analogen Bau zeigen, auf eine wirkliche Parallelgesetzlichkeit geschlossen werden kann.

Nehmen wir ein konkretes Beispiel von JAENSCH und E. A. MÜLLER, bei dem im Kontrastversuch nur das Umfeld und im Beschattungsversuch nur die Beleuchtung (der Beschattungsgrad) für eine weiße Scheibe ($= 360^\circ W$) verändert wurde¹. Die Autoren stellen folgende Parallelgesetze auf: Es gelte für den Helligkeitskontrast: „Die durch ein dunkles Umfeld bewirkte Kontrastaufhellung ist um so größer, je dunkler das Umfeld ist.“ Und es gelte für die Helligkeitstransformation: „Die subjektive Aufhellung einer beschatteten Scheibe ist um so größer, je stärker die Beschattung ist.“ (Gemeint ist die von KATZ festgestellte und oben S 621 f. besprochene Tatsache, daß eine beschattete weiße Scheibe um so energischer ihren Weißcharakter bewahrt, je tiefer ihre Beschattung ist.)

Um nun zu erkennen, daß in dem wiedergegebenen „Parallelgesetz“ ein wirklicher Parallelismus gar nicht vorliegt, braucht man nur zu beachten, was einerseits in dem Satze über den Helligkeitskontrast und was andererseits in dem Satze über das Ergebnis des Beschattungsversuches unter dem Ausdrucke „Aufhellung“ gemeint ist. Beim Kontrastversuch erscheint bei zunehmender Verdunkelung des Umfeldes das (objektiv gleich lichtstark gebliebene) Infeld in der Tat immer heller, d. h. *weißlicher als es vorher war*; beim Beschattungsversuch hingegen erscheint die beschattete (weiße) Scheibe, wenn ihr Beschattungsgrad zunimmt, keineswegs weißlicher als sie war, sondern sie erscheint zwar noch „weiß“, aber in einem Weiß, dessen „Ausgeprägtheit“ (KATZ) in steigendem Maße *abnimmt*; sie erscheint also, wie viele Beobachter auch sagen, in einem immer „*dunkler*“ werdenden Weiß. Wenn also JAENSCH und E. A. MÜLLER von einer „subjektiven Aufhellung“ der beschatteten (weißen) Scheibe sprechen, so gebrauchen sie hier den Ausdruck „Aufhellung“ in einer ganz anderen Bedeutung als bei dem parallel untersuchten Kontrastversuch. Sie meinen nämlich nicht wie beim Kontrastversuch eine *phänomenal gegebene* Verweißlichung, sondern nur die Tatsache, daß die beschattete Scheibe heller (weißlicher) erscheint als man es nach der stattfindenden (zunehmenden) Herabsetzung der Beleuchtung theoretisch denken könnte. Sie kommen also nur dadurch zur Aufstellung des genannten Parallelgesetzes, daß sie eine *unmittelbar gesehene* Aufhellung (Verweißlichung) eines Feldes *beim Kontrastversuch* mit einer von bestimmten theoretischen Voraussetzungen aus *hypothetisch angenommenen* Aufhellung (Verweißlichung) eines Feldes *beim Beschattungsversuch* in eine — nicht berechnete — Parallele setzen.

Offenbar denken JAENSCH und MÜLLER (a. a. O. S. 309) an den Begriff der „zentralen Aufhellung“, also an den Transformationsbegriff im Sinne von KATZ. KATZ hat nämlich das Ergebnis seines Beschattungsversuches in den Satz formuliert: „Die relative zentrale Aufhellung einer weißen Fläche (ist) um so größer, je tiefer ihre Beschattung ist.“ Diese Formulierung wurzelt indessen, wie wir zeigten, in bestimmten theoretischen Voraussetzungen von KATZ, die wir ablehnten. Was beim Beschattungsversuch *unmittelbar wahrgenommen* wird, ist nur eine Einbuße des Weiß an „Ausgeprägtheit“ (Helligkeit), eine Einbuße, die unter bestimmten Beobachtungsbedingungen sogar mit einer *Vergrauung* des Weiß einhergeht. Diese Tatsache ist von KATZ (Erscheinungsweisen, S. 168) ebenfalls ausdrücklich hervorgehoben worden.

Wir wenden uns jetzt den „Parallelversuchen“ zu, die JAENSCH über den farbigen Kontrast und die sog. *Farbentransformation* durchführte².

¹ Wir wählen absichtlich ein Beispiel, bei dem sogar GRANIT, obwohl er auf die allgemeine Verschiedenheit der Versuchsbedingungen für Kontrast- und Farbenkonstanzuntersuchungen hinwies, eine Parallelgesetzlichkeit annahm.

² JAENSCH, E. R.: Über den Farbenkontrast und die sog. Berücksichtigung der farbigen Beleuchtung. Z. Sinnesphysiol. 52, 165 (1921).

JAENSCH geht aus von den messenden Untersuchungen des farbigen Simultan-
kontrastes, die PRETORI und SACHS¹ mittels Kreisel-scheiben angestellt haben.
Diese Autoren fanden, daß die Stärke der Kontrastwirkung, die ein konstant
bleibendes farbiges Umfeld auf ein objektiv farbloses (ringförmig auf der Kreisel-
scheibe angebrachtes) Infeld ausübt, von der Weißvalenz des Infeldes abhängt:
Die Kontrastfarbe tritt innerhalb gewisser Grenzen um so deutlicher hervor,
je reichlicher Weiß das Infeld enthält². Als Maß für die erzielte Kontrastwirkung
verwendeten PRETORI und SACHS die Größe desjenigen Farbsektors (von der Farbe
des Umfeldes), der dem Infelde zugesetzt werden muß, damit dieses wieder neutral
(grau) erscheint (Kompensationsmethode). Bei der Untersuchung der Frage nun,
wie denn der neutralisierende Farbsektor wachsen muß, wenn der Weißwert des In-
feldes zunimmt, kamen die genannten Autoren zu folgendem Ergebnis: „Das unter
dem Einfluß eines kontrasterregenden Feldes grau erscheinende kontrastleidende
Feld bleibt grau, wenn seine (farbige) und weiße Valenz proportional wachsen.“

JAENSCH, der das Grundgesetz von PRETORI und SACHS bestätigte, stellte nun im Gebiete der sog. „Farbentransformation“ folgendes „*Parallelgesetz*“ auf: „Das unter dem Einfluß einer farbigen Beleuchtung (eines „farbig beleuchteten Raumes“) neutral erscheinende Infeld bleibt neutral, wenn seine farbigkeitswerte proportional (bzw. umgekehrt proportional) wachsen“³.

Auf welche Weise wurde das zuletzt genannte „Parallelgesetz“ ermittelt? Wie beim Kontrastversuch brauchte JAENSCH auch bei dem in Analogie gesetzten „Transformationsversuch“ ein Maß für die farbigen und weißen Valenzen. Dieses war aber, da ja der Parallelversuch unter *farbiger* Beleuchtung angestellt werden mußte, nicht mehr in ebenso einfacher Weise zu gewinnen wie in dem bei *Tageslicht* durchgeführten Kontrastversuch, wo das gesuchte Maß durch die Größe des weißen und farbigen Sektors gegeben ist. Um nun „diese Schwierigkeit zu umgehen und die bei den Kontrastversuchen geübte Maßtechnik auf die neuen Versuche zu übertragen“, suchte JAENSCH Versuche mit farbig beleuchteten Scheiben überhaupt zu vermeiden. Zu diesem Zweck bildete er für den „Transformationsversuch“ ein experimentelles Verfahren aus, welches er als „*Methode der normalbeleuchteten Äquivalenzscheiben*“ bezeichnet hat.

Über das *Wesen dieser Methode* orientiert am besten die schematische Abb. 210, die der genannten Arbeit von JAENSCH entnommen ist. Die Papierschirme S_1 und S_2 trennen einen farbig beleuchteten Raum R_f von einem normalbeleuchteten $R_n \cdot R_f$ wird zugleich vom — durch ein Fenster F fallenden — Tageslicht und von der farbigen Lichtquelle L_f be-

Abb. 210.
(Erklärung im Text.)

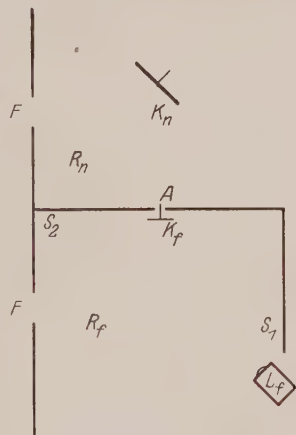


Abb. 210.
(Erklärung im Text.)

¹ PRETORI, H. u. SACHS, M.: Messende Untersuchungen des farbigen Simultankontrastes. Pflügers Arch. **60**, 71 (1895).

² Auf eine nähere theoretische Begründung dieser Tatsache brauchen wir hier nicht einzugehen. Gegen die Annahme von PRETORI und SACHS, daß Weißzusatz *an sich* die Kontrastfärbung stärker hervortreten lasse, wandte sich neuerdings M. EBERHARDT [Untersuchungen über Farbschwellen und Farbenkontrast. Psychol. Forschg 5, 85ff. (1924)]. Eine andere, von der Auslegung EBERHARDTS abweichende Erklärung gibt G. E. MÜLLER vom Standpunkte seiner gegenwärtig vertretenen farben-theoretischen Anschauungen [MÜLLER, G. E.: Über den Einfluß des Weißgehaltes des Infeldes und des Umfeldes auf die dem Infeld entsprechende Erregungen. Z. Psychol. 97, 305ff (1925) 98, 1ff. (1925)].

³ JAENSCH, E. R.: Zitiert auf S. 664.

leuchtet, R_n hingegen erhält *nur* diffuses Tageslicht. Im Schirm S_2 befindet sich ein kleiner, scharfandiger Ausschnitt A (1,5 qcm bis 2 qcm) nach dem Raum R_n , wo eine Kreisscheibe K_n in einer solchen Lage aufgestellt ist, daß sie nur vom Tageslicht getroffen wird. Die Farbe dieser „normalbeleuchteten“ Scheibe wird dem im farbigbeleuchteten Raume R_f befindlichen Beobachter *nur als Lochfarbe* im Ausschnitte A sichtbar. Eine zweite Kreisscheibe K_f befindet sich im farbigbeleuchteten Raume R_f , dicht *unterhalb* des Ausschnittes A ; sie erhält also farbiges Licht, und sie wird direkt betrachtet.

JAENSCH fand nun, wie natürlich auch zu erwarten war, daß eine farbigbeleuchtete Scheibe K_f und eine Lochfarbe in A – beide vom farbigbeleuchteten Raume R_f aus gesehen – *gleich erscheinen, wenn die Scheiben K_f und K_n „äquivalent“* sind, d. h., wenn sie das gleiche Strahlungsgemisch aussenden. Im Anschluß an diese Tatsache entwickelte JAENSCH folgenden Gedankengang: Die farbig beleuchtete Scheibe K_f werde, da sie „abnorm“ beleuchtet ist, nicht „retinal“, sondern „transformiert“ gesehen; da aber beim Gegebensein äquivalenter Scheiben die Lochfarbe im Ausschnitte A das *gleiche* Aussehen hat wie die – der Voraussetzung nach – „transformierte“ Scheibe K_f , so muß, schließt JAENSCH, auch die Lochfarbe (!) eine „Transformationsfarbe“ sein; sie werde *in gleicher Weise „transformiert“* wie die Scheibe K_f . Hieraus schloß JAENSCH weiter, daß man die Kreisscheibe K_f bei den Versuchen ganz fortlassen und ihre Farbe durch eine Lochfarbe ersetzen könnte, die von einer äquivalenten, normalbeleuchteten Scheibe K_n herrührt. JAENSCH entfernte deshalb bei seinen Hauptversuchen den Kreis K_f und er ermittelte sein vorhin genanntes Parallelgesetz zu dem Kontrastsatz von PRETORI und SACHS an der Lochfarbe in A (an der normalbeleuchteten Äquivalenzscheibe auf K_n). Auf diese Weise war die Schwierigkeit behoben, die Valenzen des „Infeldes“ zu messen: „Die Methode“, sagt JAENSCH, „arbeitet nur mit normalbeleuchteten Scheiben, also durchweg mit bequem meßbaren Valenzen“.

Die quantitativen Resultate, die JAENSCH und, im Anschluß an ihn, namentlich KROH¹ mittels der beschriebenen Methode erzielten, zeigten nun in der Tat einen analogen Bau wie die numerischen Resultate der Kontrastversuche nach PRETORI und SACHS. So wie sich hier die kontrastive Verfärbung des Infeldes in der S. 665 dargelegten Weise neutralisieren läßt, so läßt sich – in ganz analoger Weise – auch bei den Versuchen von JAENSCH und KROH die Verfärbung kompensieren, welche die Lochfarbe unter dem Einflusse der in ihrer Umgebung herrschenden farbigen Beleuchtung erfährt.

Was folgt nun daraus? Sprechen diese Resultate von JAENSCH und KROH für einen Wesenszusammenhang oder auch nur für eine Parallelgesetzlichkeit zwischen Kontrast und Farbenkonstanz? Wir glauben auf diese Frage gar nicht eingehen zu können, denn JAENSCHS Versuche liefern, soviel wir sehen, kein geeignetes Material für ihre Behandlung. Wie nämlich eine nähere Betrachtung zeigt, sind Versuche nach der „Methode der normalbeleuchteten Äquivalenzscheiben“, die JAENSCH für Transformationsversuche (Farbenkonstanzversuche) ansieht und die er den Kontrastversuchen gegenüberstellt, mit keinem der bisher geschilderten Versuche über Farbenkonstanz direkt vergleichbar².

¹ KROH, O.: Über Farbenkonstanz und Farbentransformation. Z. Sinnesphysiol. **52**, 181–216 u. 235–273 (1921).

² Die *äußeren* Versuchsbedingungen, die bei den „Transformations“untersuchungen von JAENSCH walten, entsprechen ja im Prinzip denjenigen, die bei *Kontrast*versuchen verwendet werden, nicht aber jenen, die bei den verschiedenen früher S. 612ff geschilderten Versuchen über Farbenkonstanz vorlagen. Wie bei allen Kontrastversuchen, so lassen sich auch bei den Versuchen nach der „Methode der normalbeleuchteten Äquivalenzscheiben“ –

Das *Problem* der Farbenkonstanz sah man doch in der Tatsache, daß die Farben der Sehdinge weitgehend *unabhängig* bleiben von einem quantitativen und qualitativen Wechsel der Beleuchtung, daß also die Sehdinge trotz eines Beleuchtungswechsels ihre sog. *Eigenfarben* in weitgehendem Maße *bewahren*. Nun bewahrt aber das farbige Feld im Ausschnitt *A* (Abb. 210), welches JAENSCH der farbigebeleuchteten Scheibe (Oberflächenfarbe) substituierte, sein Aussehen *nicht*, wenn man die Beleuchtung (nämlich die Beleuchtung der normalbeleuchteten Scheibe K_n) variiert; die Farbe dieses Feldes folgt, wie jede andere Lochfarbe, willig jeglicher Beleuchtungsänderung. Man kann dementsprechend auch von einer „Eigenfarbe“ dieses Feldes gar nicht sprechen. Was bedeutet aber dann noch die Behauptung, daß das farbige Feld im Ausschnitte *A*, „transformiert“ wird, wenn JAENSCH unter „Transformation“ im Sinne der bisherigen Untersuchungen über Farbenkonstanz denjenigen Vorgang verstanden haben will, der ein stärkeres Hervortreten einer „Eigenfarbe“ ermöglicht? Wie ist die Annahme der Transformationsmöglichkeit einer Lochfarbe überhaupt zu vereinigen mit den Grundbeobachtungen und Versuchen (HERING, KATZ), die den Anlaß bildeten, in der sog. Farbenkonstanz ein *Problem* zu sehen?¹

Die Behauptung, daß die Lochfarbe im Ausschnitte *A* eine „Transformationsfarbe“ ist, gründet JAENSCH, wie wir gesehen haben, darauf, daß die Lochfarbe das *gleiche Aussehen* hat wie eine äquivalente Scheibe im farbige beleuchteten Raume. Diese Tatsache konnte aber JAENSCH offenbar nur deshalb als einen Beweis für jene Behauptung ansehen, weil er schon die farbige beleuchtete Scheibe für „transformiert“ hielt, weil er also schon den Gegensatz von „retinalem“ und „transformiertem“ Farbensehen in einem bestimmten Sinne voraussetzte. Geht man von dieser Unterscheidung aus, dann wird man in der Tat die Annahme kaum vermeiden können, daß unter den Versuchsbedingungen von JAENSCH

und zwar im Gegensatz zu Farbenkonstanzversuchen — Infeld- und Umfeldfarbe *unabhängig voneinander* variieren. KROH (S. 269, zitiert auf S. 666) erklärt in der Tat, die Versuche nach der „Methode der normalbeleuchteten Äquivalenzscheiben“ seien „nichts anderes als *Schattenversuche* (gemeint sind „farbige Schatten“) mit meßbaren, der Variation zugänglichen Bedingungen“. Das ist ganz richtig, nur ist KROHs Behauptung überraschend, daß bei den farbigen Schatten „ganz analoge Versuchsbedingungen wie bei den KATZschen Versuchen über Farbenkonstanz walten“ (S. 185): Der Schatten, der sich kontrastiv verfärbt, wird doch nicht wie eine Scheibe bei den Versuchen von KATZ direkt einem farbigen Licht ausgesetzt; nur die *Umgebung* dieses Schattens ist farbige beleuchtet. Gewiß besteht die Aufgabe, zu prüfen, ob man Phänomene wie die „farbigen Schatten“ ohne weiteres, wie es bisher geschah, ganz in eine Reihe mit solchen Kontrastversuchen stellen darf, bei denen das „Umfeld“, wie z. B. bei Kontrastversuchen an Kreisscheiben, eine Pigmentfarbe ist, also eine Oberflächenfarbe, die zusammen mit dem „Infeld“ *ein und derselben* Beleuchtung ausgesetzt ist. (Das Analoge gilt auch für den sog. Helligkeitskontrast.) Schon die von KROH (S. 214) festgestellte Tatsache, daß ein Infeld durch eine in seiner Umgebung herrschende farbige Beleuchtung „*stärker beeinflusst wird als durch ein farbiges Umfeld von gleicher retinaler Wirksamkeit*“, weist darauf hin, daß hier eine Differenzierung der Versuchstatistiken durchaus am Platze ist, aber sie bedarf erst eigener daraufhin gerichteter Untersuchungen. Durch die einfache Erklärung, daß Versuche mit „farbigen Schatten“ — und ebenso Versuche nach der „Methode der normalbeleuchteten Äquivalenzscheiben“ in erster Linie Farbenkonstanzversuche und nicht so sehr Kontrastversuche seien, ist das Problem nicht gelöst.

¹ JAENSCH (S. 176, zitiert auf S. 664) erklärt, die äquivalenten Scheiben K_l und K_n würden trotz ihrer verschiedenen Beleuchtung deshalb in gleicher Weise transformiert, weil man bei den Versuchen den Eindruck hätte, „eine in der Wandebene selbst gelegene andersfarbige Fläche zu sehen, nicht aber durch einen Ausschnitt hindurchzublicken“. Ja, man sähe das von K_n herrührende Feld vielfach „entweder *in der Wandebene oder vor ihr*, beide Male also *innerhalb* des farbige beleuchteten Raumes; darum ist verständlich, daß K_n in genau derselben Weise transformiert wird wie eine Fläche, die nicht nur scheinbar, sondern *wirklich* in dem farbige beleuchteten Raum liegt“. Solche phänomenologischen Erwägungen können indessen nicht die dargelegte Schwierigkeit der Annahme beseitigen, daß die Lochfarbe in *A* „Transformationsfarbe“ ist.

auch eine Lochfarbe transformiert erscheinen kann. Nun haben wir aber eben gesehen, daß diese Annahme zu begrifflichen Schwierigkeiten führt, ja zu Widersprüchen mit den Ausgangsbeobachtungen und -überlegungen, welche die „Farbenkonstanz“ überhaupt zu einem Problem werden ließen. Zeigt das nicht, daß an der Grundvoraussetzung, daß an den Begriffen „retinales“ und „transformiertes“ Sehen theoretisch etwas nicht stimmen muß?

Oben S. 652 ff. haben wir die Gründe aufzuzeigen versucht, weshalb die Trennung von „retinalem“ (reduziertem) und „transformiertem“ Farbensehen, wenigstens in dem von KATZ gemeintem Sinne, nicht haltbar ist. JAENSCH'S Versuche nach der „Methode der normalbeleuchteten Äquivalenzscheiben“ dürfen geradezu als Bestätigung unserer Auffassung angesehen werden; außerdem zeigen sie die völlige Unfruchtbarkeit der gemeinten Begriffe. Das läßt sich am besten an einem Versuch aufweisen, der eine Untersuchungsmethode von KATZ (die Methode seines Grundversuches, oben S. 624) und die „Methode der normal beleuchteten Äquivalenzscheiben“ kombiniert.

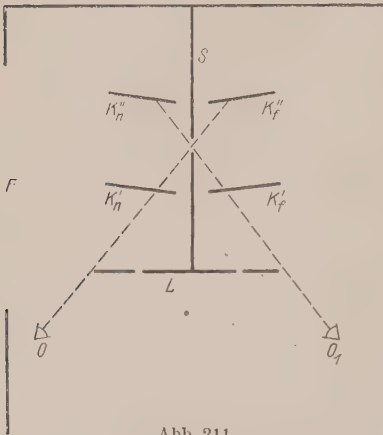


Abb. 211.
(Erklärung im Text.)

Der schattenwerfende Schirm S (vgl. Abb. 211) enthält etwa in der Mitte einen Ausschnitt von ca. 1,5 qcm. Zu beiden Seiten des Schirmes, also sowohl auf der Fensterseite (links) wie auch auf der anderen, befinden sich je 2 Kreisscheiben. Die Scheiben K''_n und K''_f stehen weiter zurück und um ein gutes Stück — etwa um $\frac{3}{4}$ ihres Radius — höher als die vorderen Scheiben K'_n und K'_f . Die 4 Scheiben sind nun so angeordnet, daß, wenn man von O aus blickt, man die Scheibe K'_n und unmittelbar über ihr die von K''_f herrührende Lochfarbe im Ausschnitte des Schirmes S sieht; blickt man hingegen von O_1 aus, dann sieht man K'_f und unmittelbar über dieser Scheibe die von K''_n herrührende

Lochfarbe. — Die linken Scheiben K'_n und K''_n erhalten diffuses Tageslicht von gleicher Stärke; K'_f und K''_f sind weiß (= $360^\circ W$), und sie werden — in ebenfalls gleicher Stärke — von einem nicht zu intensiv farbigen Lichte beleuchtet, z. B. von rotem Lichte. (Bei der Aufstellung der linken und rechten Scheibenpaare muß dafür Sorge getragen werden, daß durch das Loch im Schirm S weder Tageslicht auf die Scheibe K'_f , noch farbiges Licht auf die Scheibe K''_n fällt.) Mit Hilfe eines Lochschirmes L stellen wir nun alle 4 Scheiben auf gleiche Valenzen ein (Lochfarbengleichung). Zu diesem Zweck muß der Lochschirm so angebracht sein, daß jedes Loch sowohl von der Strahlung der entsprechenden vorderen wie auch von der Strahlung der weiter zurückstehenden Scheibe — von jeder etwa zur Hälfte — ausgefüllt wird. Eine in dieser Weise erzielte Lochfarbengleichung garantiert, daß alle 4 Scheiben äquivalent sind.

Sobald man nun den Lochschirm entfernt, schlägt die Lochfarbengleichung in eine (subjektive) Ungleichung um: ähnlich wie bei den oben S. 624 f. beschriebenen Versuchen von KATZ erscheinen jetzt die beiden linken Scheiben rot in weißer Beleuchtung (Tageslicht), die beiden rechten „weiß“ in roter Beleuchtung. Blickt man aber statt von vorn von O_1 aus, und zwar so, daß man die Scheibe K'_f und unmittelbar über ihr die von K''_n herrührende Lochfarbe im Ausschnitte des Schirmes S gleichzeitig sieht, dann erscheinen Lochfarbe und die farbig beleuchtete Scheibe K'_f gleich: beide „weißlich“ in einem Gesichtsfelde roter Beleuchtung

(= JAENSCHS „Methode der normal beleuchteten Äquivalenzscheiben“). Blickt man nun in ganz entsprechender Weise von O aus, dann erscheinen auch die Scheibe K'' und die von der farbig beleuchteten Scheibe K' herrührende Lochfarbe *gleich*, aber *rot* in einem Gesichtsfelde „normaler“ Beleuchtung. (JAENSCH müßte jetzt von einer „Methode der nicht normal beleuchteten Äquivalenzscheiben“ sprechen.)

Danach hat also eine Lochfarbe, die von einer „nicht normal“ beleuchteten Scheibe K' herrührt, aber von einem „normal“ beleuchteten Raume (von O) aus betrachtet wird, dasselbe Aussehen, wie eine äquivalente Scheibe, die in dem „normal“ beleuchteten Raume selbst aufgestellt ist; und eine von einer „normal“ beleuchteten Scheibe K'' herrührende Lochfarbe hat, von einem „nicht normal“ beleuchteten Raume (von O_1) aus betrachtet, das gleiche Aussehen wie eine äquivalente Scheibe, die sich in diesem „nicht normal“ beleuchteten Raume befindet. Wie man nun auch die Beleuchtungsstärke und -art in den beiden abgetrennten Räumen wählen mag, das Resultat bleibt im Prinzip immer das gleiche. Der Versuch zeigt also: *Es gibt nicht irgendeine bestimmte Beleuchtung, auf die allein man die Voraussetzungen und Ableitungen von JAENSCH anwenden könnte: für jede Beleuchtung besteht dafür das gleiche Recht. Damit aber verliert der Transformationsbegriff theoretisch jede Bedeutung; er erscheint überflüssig.* Dieser Begriff könnte nur dann einen konkreten, auf seine Natur hin zu prüfenden Vorgang meinen, wenn man im Gegensatz zu einem „transformierten“ ein „untransformiertes“, d. h. ein „retinales“ oder photometrisches Farbsehen in einem *absoluten* Sinne aufweisen könnte und so seiner Existenz sicher wäre. Es ist aber *unmöglich*, bei einem mit Körperfarben ausgefüllten Sehraum diesen Nachweis zu erbringen¹. Der gewöhnliche Sehraum ist *seiner Natur nach* so beschaffen, daß wir „Beleuchtung“ und „Beleuchtetes“ trennen, wobei keiner einzigen Beleuchtung eine Sonderstellung in bezug auf das Farbenkonstanzproblem zukommt. (Unser zuletzt beschriebener Versuch zeigt das aufs neue.) *Danach muß das Problem der Farbenkonstanz offenbar in einem anderen Sinne gefaßt werden.*

In letzter Zeit sucht der Arbeitskreis um JAENSCH die Frage nach der Natur und dem Zustandekommen der Farbenkonstanz durch genetische, d. h. entwicklungspsychologische Betrachtungen zu klären. Die Arbeiten von B. HERWIG², O. FEYERABEND³ und von W. WALKER⁴, an sog. eidetischen Jugendlichen durchgeführt, behandeln den „inneren Farbensinn der Jugendlichen“; sie suchen zu zeigen, daß sich beim Sehen der Jugendlichen Vorgänge abspielen, deren Erforschung für die Klärung des Farbenkonstanzproblems sich als fruchtbar

¹ Wir möchten an dieser Stelle ausdrücklich hervorheben, daß es auch bei Benutzung eines Lochschirmes ein retinales Sehen im Sinne einer „reinen Empfindung“ nicht gibt, worauf ja schon KATZ hinwies, was aber JAENSCH, wie manche seiner Äußerungen und Ausführungen vermuten lassen, anzunehmen scheint. Wir können mit Hilfe eines Lochschirmes niemals die Beleuchtung völlig eliminieren; der Lochschirm *vereinheitlicht* nur, wie wir S. 655 gesehen haben, die Beleuchtungsverhältnisse, und das bewirkt, daß wir den Lochschirm selbst und andere evtl. sichtbaren Gegenstände *in der Beleuchtung des Lochschirmes* sehen. Dementsprechend sehen wir auch eine Lochfarbe nicht losgelöst von der Beleuchtung des Lochschirmes, also niemals retinal oder photometrisch im *absoluten* Sinne. Wir sehen die Lochfarben nur *vergleichsweise photometrisch*: Sind die Strahlungen, welche die Löcher des Schirmes ausfüllen, von gleicher Stärke und Art, dann erscheinen sie *vergleichsweise gleich*, einerlei in welcher Beleuchtung der Lochschirm und der Beobachter sich befinden, aber im *absoluten* Sinne erscheinen die Lochfarben je nach der Beleuchtung des Lochschirmes verschieden.

² HERWIG, B.: Über den inneren Farbensinn der Jugendlichen und seine Beziehung zu den allgemeinen Fragen des Lichtsinnes. Z. Psychol. **87**, 129 (1921).

³ FEYERABEND, O.: Der innere Farbensinn der Jugendlichen in seiner Beziehung zu der angenäherten Farbenkonstanz der Sehdinge. Z. Psychol. **94**, 209 (1924), **95**, 85 (1924).

⁴ WALKER, W.: Über die Adaptationsvorgänge der Jugendlichen und ihre Beziehung zu den Transformationserscheinungen. Z. Psychol. **103**, 323 (1927).

erweist. Wir möchten aber deshalb auf diese Arbeiten hier nicht näher eingehen, weil wir uns über diese noch im Fluß befindlichen Untersuchungen, ehe nicht die in Aussicht gestellte umfassende Publikation von JAENSCH vorliegt, kein abschließendes Urteil bilden können.

Mehr der Vollständigkeit wegen verweisen wir hier auf eine Untersuchung, die R. GRANIT¹ über das Verhalten farbiger Felder in farbiger Beleuchtung durchgeführt hat. Dieser Autor suchte festzustellen, inwieweit die Farbenkonstanz von figuralen Momenten, d. h. von Momenten der gestaltlichen Gliederung der Farbfelder abhängt. Nun hat aber GRANIT Versuchsanordnungen geschaffen, die, zum Teil ähnlich denen von KRAUSS und BOCKSCH², Phänomene der Farbenkonstanz nicht oder nur sehr unvollkommen zutage treten lassen. Indem er nun fand, daß die Farbe einer Figur beim Wechsel der Beleuchtungsfarbe nicht immer erhalten blieb, schloß er, daß die Tatsache der Erhaltung der Eigenfarbe gar nicht das Wesentliche am Konstanzproblem sei, sondern nur einen Spezialfall einer allgemeineren Gesetzmäßigkeit darstelle: Bei der sog. „Berücksichtigung der Beleuchtung“ käme es nicht immer darauf an, daß „eine Figur ihre *Eigenfarbe* annähernd konstant bewahrt“, sondern darauf, „daß die jeweilige Figurkonstellation durch die Transformation in der Richtung auf Prägnanz verstärkt wird“. Den dabei in Frage kommenden Transformationsvorgang führt GRANIT auf Kontrastwirkung zurück, die „zur Herstellung prägnanter Figurkonstellationen . . . ausgenutzt“ werde. Die Ableitungen GRANITS erscheinen mir aber keineswegs zwingend. Auch die Behauptung bleibt unklar, daß Kontrast und Transformation etwas Verschiedenes seien, daß aber trotzdem bei der Transformation „eine Art Ausnutzung des Kontrastmechanismus im Sinne der figuralen Prägnanz vorliege“.

VIII. Schlußbetrachtungen.

Unser alltägliches Farbensehen erfolgt bei sehr verschiedener Stärke und Art der allgemeinen Beleuchtung. Auch die Gegenstände, die wir in einem gegebenen Augenblicke sehen, werden nur ausnahmsweise von quantitativ und qualitativ gleichem Licht getroffen, sie stehen vielmehr je nach ihrer Anordnung gegenüber der (farblosen oder farbigen) Lichtquelle unter recht verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen. Obwohl nun bei jeder Veränderung der Beleuchtung (des auffallenden Lichts) auch die Strahlungen sich entsprechend ändern, welche die gleichen Außendinge unserem Auge zureflektieren, obwohl also bei jeder Beleuchtungsänderung die äußeren und retinalen „Reize“ variieren, so bleibt doch, wie schon die gewöhnliche Beobachtung zeigt, das farbige *Aussehen* der Gegenstände trotz beträchtlicher Änderungen der Beleuchtungsstärke und -art in einer bestimmten und gerade für unser praktisches Verhalten zur Umwelt, z. B. für das Wiedererkennen der Sehdinge, maßgebenden Hinsicht relativ unverändert.

Diese sog. „Farbenkonstanz der Sehdinge“ wurde in sehr verschiedener Weise theoretisch ausgelegt. Indessen bestand in bezug auf die Zentrierung des ganzen Problems und in bezug auf den Ausgangspunkt der Betrachtungen eine weitgehende Übereinstimmung unter den Theorien, namentlich unter den älteren. Das, was man bei den verschiedenen beschriebenen Wahrnehmungsfakten (oben S. 610 ff.) als wesentlich problematisch geltend machte, war die *Diskrepanz* zwischen „Reiz“ und „Farbenreaktion“. Diese Diskrepanz suchte man nun, in der Annahme, daß ein den jeweiligen retinalen Reizen mehr oder weniger direkt angepaßtes Farbensehen das selbstverständliche und ursprüngliche sei, wesentlich im Sinne empiristischer Denkprinzipien zu erklären. Fand man nämlich, daß jene Diskrepanz durch „physiologische“ (periphere) Faktoren „allein“ nicht verständlich gemacht werden könnte, so nahm man zu ihrer Erklärung „psychologische“ (zentrale) Faktoren empirischen Ursprungs „hinzu“ und deutete so die Phänomene der Farbenkonstanz als ein zentrales Umformungsprodukt eines genetisch einfacheren und mehr reizgemäßen Sehens. Wohl mit besonderer Deutlichkeit treten die genannten Erklärungsprinzipien in den theoretischen Anschauungen zutage, die HERING und KATZ entwickelt haben.

¹ GRANIT, R.: Zitiert oben S. 663.

² Zitiert oben S. 661.

HERING (vgl. oben S. 605 ff.) führt die Farbenkonstanz in erster Linie auf Kontrast- und Adaptationsvorgänge zurück, die den Einfluß des Beleuchtungswechsels auf das Sehen der Körperfarben weitgehend ausgleichen und damit die Änderungen der Beleuchtung für unser Wiedererkennen der Außendinge unschädlich machen sollen. Wo aber diese „physiologischen Anpassungsvorrichtungen“ des inneren Auges zur Erklärung der Beobachtungen versagen oder nicht ausreichen, dort nimmt HERING „höhere“ Vorgänge „sekundärer“ und „akzessorischer“ Natur (Gedächtnisfarben) zu Hilfe.

KATZ hat zuerst an der Hand messender Versuche gezeigt, daß eine Zurückführung der Farbenkonstanz auf Kontrast und Adaptation unmöglich ist, und er hat auch überzeugend dargetan, daß der Effekt, den HERING den genannten Anpassungsvorrichtungen zuschreibt, nicht einmal als erwünscht zu betrachten sei, da er den Beleuchtungswechsel nahezu ganz kompensieren und damit unwahrnehmbar machen würde. Vor allem aber wies KATZ darauf hin, daß die Annahme eines solchen Effektes der Anpassungsvorrichtungen gar nicht im Einklange steht mit den Tatsachen der Phänomenologie: *In Wirklichkeit nehmen wir ja beim Gegebensein von „Körperfarben“ („Oberflächenfarben“), also gerade bei jener „Farberscheinungsweise“, die sog. Konstanzphänomene aufweist, Beleuchtungen und Beleuchtungsunterschiede auch nach Eintritt des entsprechenden optimalen Adaptationszustandes unmittelbar wahr, ja noch viel mehr: Es besteht, wie KATZ nachgewiesen hat, eine Wesenskoexistenz von „Sehen einer Oberflächenfarbe“ und „Sehen einer bestimmten Beleuchtung“.* Gegen HERING spricht ferner, *daß in Wirklichkeit die Farben der Sehdinge zugleich mit jedem Sichtbarwerden eines Beleuchtungsunterschiedes, sei dieser qualitativer oder nur quantitativer Natur, eine ganz unverkennbare Änderung erfahren, allerdings eine Änderung, bei der wir die Grundqualitäten, also gleichsam das Substanzartige an ihnen, innerhalb bestimmter Grenzen wieder zu sehen bekommen.* Indessen blieb gerade dieser Befund sowie die problematische Verkoppelung von „Sichtbarkeit einer Beleuchtung“ und Haben einer sog. „Oberflächenfarbe“, also gewissermaßen des Trägers der Farbenkonstanz, ohne einen erkennbaren Einfluß auf die Theoriebildung von KATZ. Wohl hauptsächlich beherrscht von der herkömmlichen Frage nach der „Diskrepanz“ zwischen „Reiz“ und „Farbenreaktion“, gelangt auch er zu einer empiristischen Auslegung seiner Versuchsergebnisse und Beobachtungen. Während er, wie wir sahen, diejenigen Farbeneindrücke, die wir von Sehdingen in „normaler“ Beleuchtung erhalten, für zunächst nicht weiter erklärbar hält und so den „normalbeleuchteten“ oder „eigentlichen“ Farben eine Sonderstellung nicht nur in descriptiver, sondern auch in genetischer Hinsicht zuschreibt, betrachtet er die Farbeneindrücke von Sehdingen in einem Gesichtsfelde oder in einer Gesichtsfeldpartie von „nichtnormaler“ Beleuchtung, als durch Erfahrungsmotive sekundär erworben. Hier, in „nichtnormaler“ Beleuchtung, soll eine „zentrale Transformation“ dahin wirken, daß die Farben der Sehdinge (ihre Qualitäten) den „normalbeleuchteten“ oder „eigentlichen“ angeglichen würden. So z. B. soll nach KATZ eine beschattete weiße Farboberfläche deshalb „weiß“ und nicht — entsprechend ihrer Lichtschwäche — schwarz oder grau erscheinen, weil sie unter dem Einflusse der Transformation „zentral aufgeweißt“, d. h. einer weißen Oberfläche in „normaler“ Beleuchtung angeglichen würde.

Der Begriff einer „Transformation“ enthält indessen schon, rein theoretisch betrachtet, außerordentliche Schwierigkeiten: Entweder meint man unter Transformation einen *Urgang*, der überhaupt bei jedem Farbsehen in Betracht kommt, das nicht „retinal“ (peripher) bedingt ist, dann kann ein solcher Transformationsbegriff das farbige Aussehen der Gegenstände speziell in „nicht-

normaler“ Beleuchtung nicht erklären, weil *jedes* Sehen von Farben mit Oberflächencharakter, auch dasjenige in „normaler“ Beleuchtung, kein „retinales“ ist: es tritt ja nur in unlösbarer Gemeinschaft mit der Sonderung in „Beleuchtung“ und „Beleuchtetes“, mit der eigentümlichen „Aufspaltung“ in Gegenstandsfarbe und Beleuchtungsfarbe auf. Oder man meint unter Transformation eine Art *Angleichung* einer Oberflächenfarbe „nichtnormaler“ Beleuchtung an ihr Aussehen in „normaler“ Beleuchtung, wie soll man sich denn aber eine Oberflächenfarbe nichtnormaler Beleuchtung *vor* ihrer Angleichung vorstellen, da sie sich doch — qua Oberflächenfarbe — nur mit und in irgendeiner anschaulich gegebenen Beleuchtung konstituieren kann?

Die Schwierigkeit, die dem Transformationsbegriff anhaftet, hängt damit zusammen, daß man die als Farbenkonstanzphänomene bezeichneten Wahrnehmungstatsachen wesentlich vom Standpunkte der Frage nach der Diskrepanz zwischen „Reiz“ und einem bestimmten „*Farbensehen*“ betrachtete. Gegen eine solche Zentrierung des Problems spricht auch das Beobachtungsmaterial. Danach ist es nämlich nicht möglich, die Begriffe „normale“ Beleuchtung und „eigentliche“ Farbe im Sinne fester Normen zu verwenden (vgl. oben S. 654). Im Zusammenhange damit mußten wir auch den Begriff einer Transformation ablehnen. Wir kamen vielmehr zu dem Resultat, daß *das Sehen von Oberflächenfarben in „normaler“ Beleuchtung nicht weniger und nicht mehr problematisch ist als dasjenige in „nichtnormaler“ Beleuchtung*. Weder das eine noch das andere Farbensehen ist „mehr retinal“, denn schon das Gegebensein von „Oberflächenfarben“ als solches (Sonderung in „Beleuchtung“ und „Beleuchtetes“) weist auf eine Reaktionsform unseres Sensoriums hin, welche nicht „bloß physiologisch“ im herkömmlichen Sinne dieses Wortes verstanden werden kann; aber es ist auch weder das eine noch das andere ein „transformiertes“ Farbensehen, wenn man darunter eine Sehweise versteht, die sich einem „niederen“ Geschehen, einem mehr „elementaren“ Zustande des Farbensehens überordnen und in diesem Sinne nicht „physiologischen“, sondern „psychologischen“ Ursprunges sein soll. *Vielmehr sind „Sonderung in Beleuchtung und Beleuchtetes“ und „Sehen einer straffen Oberfläche von bestimmter Farbe“ — Oberfläche als phänomenal gestaltetes Gebilde gemeint — zwei verschiedene Ausdrücke eines und desselben Grundvorganges*, der so verläuft, daß Farbeindrücke, die einer ganz bestimmten anschaulichen Beleuchtung zugeordnet sind, niemals in genau der gleichen Weise einer anderen anschaulich gegebenen Beleuchtung zugehören können. So z. B. ist jeder wahrgenommenen Beleuchtungsstärke ein spezifisch anderes Oberflächenweiß zugeordnet. Darum ändert ja auch ein Oberflächenweiß mit jeder Änderung der Beleuchtungsstärke seine Ausgeprägtheit und Lebhaftigkeit (KATZ), und darum kann, wie wir ebenfalls durch KATZ wissen, auch z. B. ein Oberflächenblau „rötlichgelber Beleuchtung“ (etwa ein blaues Papier im rötlichgelben Lichte einer Gasflamme) niemals einem Oberflächenblau „anderer Beleuchtung“, einerlei ob normaler oder nicht, völlig gleichen. Läßt sich nun angesichts einer solchen Sachlage die Frage im herkömmlichen Sinne stellen, wieso die Sehdinge trotz Änderungen der Beleuchtungsstärke und -art ihr farbiges Aussehen (relativ) *bewahren*? Offenbar nicht.

Damit verschiebt sich das Problem der Farbenkonstanz von der Frage nach der Diskrepanz zwischen „Reiz“ und „gesehener Farbe“ auf die ganz allgemeine Frage nach dem Aufbau und der Struktur unserer Schwelt: Die anschauliche Trennung in Beleuchtung und Beleuchtetes, d. h. das Korrelat zum Haben von Oberflächenfarben oder, besser gesagt, von Körperfarben ist nur ein Ausdruck einer bestimmten Strukturform unserer Schwelt. Auf dieses Zentralproblem der Wahrnehmungslehre können wir hier natürlich nicht näher ein-

gehen: Seine Behandlung würde nicht allein die Berücksichtigung der verschiedensten Tatsachen und Probleme der Wahrnehmungsvorgänge (vgl. auch oben S. 634 ff.), sondern eine Erörterung der allgemeinen Frage nach der Auseinandersetzung des Organismus mit seiner Umwelt erfordern. Nur soviel möchten wir zur Präzisierung unseres Standpunktes sagen: Nicht auf reizbedingten und unverarbeiteten „primären Empfindungen“ und Empfindungskomplexen, gleichsam als auf einem ursprünglichen Rohstoffe, baut sich auf Grund von „akzessorischen“ höheren (zentralen, psychologischen) Vorgängen unsere Schwelt auf, sondern von Haus aus steht die Ausbildung unseres Sensoriums unter solchen Bedingungen, daß wir je nach der äußeren Reizkonstellation und inneren Einstellung eine in dieser oder jener Weise, bald reicher bald ärmer gegliederte und gestaltete Welt von „Dingen“ vorfinden. Mit dieser Gliederung und Gestaltung stehen solche Momente wie „Sichtbarkeit einer bestimmten Beleuchtung“, „Gegebensein straffer Farboberflächen“ und „reicher Sehfeldgliederung“ — also Momente, die für das Auftreten der beschriebenen „Farbkonstanz“-phänomene in prägnanter Form, wie wir gesehen haben, unbedingte Voraussetzung bilden — in einem Wesenszusammenhange. MINTZ¹ dürfte an der Hand der oben S. 658 erwähnten Tatsachen im wesentlichen das gleiche meinen, wenn er sagt, daß die Sonderung in Beleuchtung und Beleuchtetes sich nach „Ganzeigenschaften des Gesichtsfeldes und seiner Teile“ richtet, d. h. durch „ähnliche Faktoren bedingt ist wie die phänomenale Gliederung, Strukturierung des Gesichtsfeldes“.

Von dem dargelegten Standpunkte erklären sich wohl im Prinzip alle experimentell festzustellenden Tatsachen.

Denken wir uns, wie das BÜHLER vorgeschlagen hat (vgl. oben S. 658), zwei Innenräume, von denen der eine ganz homogen weiß, der andere ganz homogen schwarz gestrichen ist, die Oberflächen ohne sichtbares Korn und ohne jeden Schatten. Denken wir uns ferner, daß die verschieden starken Beleuchtungen der Innenräume so gewählt sind, daß von der Flächeneinheit des einen Innenraumes genau die gleiche Lichtmenge ins Auge eines Beobachters gelangt wie von der Flächeneinheit des anderen. Die Möglichkeit, mit der BÜHLER vom Standpunkte seiner Luftlichthypothese rechnete, daß das Auge — etwa bei sukzessivem Vergleich — imstande wäre, die eine Oberfläche als schwächer beleuchtet weiß von der anderen als stärker beleuchtet schwarz zu unterscheiden, haben wir mit KATZ abgelehnt. Unter den Bedingungen des BÜHLERSchen Gedankenexperiments sieht man nämlich überhaupt keine „Oberflächenfarbe“, man vermag Beleuchtung und Beleuchtetes nicht voneinander zu sondern; man sieht nicht, wo sich eine „Oberfläche“ der Wand gegen den sog. leeren Raum zwischen uns und ihr absondert, der ganze Raum scheint in mehr oder weniger diffuser Weise von einem tonfreien Quale erfüllt zu sein. Es fehlt eine Gliederung des Sehfeldes, es fehlen auch Oberflächenfarbe und Sichtbarkeit einer Beleuchtung, ja es fehlt überhaupt die Möglichkeit, das Gesehene als weiß oder grau zu beurteilen. Man überzeugt sich hiervon, wenn man sich die von BÜHLER empfohlenen Innenräume auch nur in ganz grober Annäherung mit Hilfe von zwei größeren Kästen herstellt, in die man abwechselnd durch Gucklöcher mit dicht an sie gehaltenen Augen hineinsieht. Ganz anders ist der Effekt, wenn man in dem *weiß* gestrichenen Kasten ein kleines *schwarzes* und in dem *schwarz* gestrichenen ein *weißes* Papierstückchen anbringt. Im selben Augenblicke vermögen wir mit einiger Deutlichkeit „schwache Beleuchtung“ in dem einen

¹ MINTZ: Zitiert auf S. 658.

(dem weißen) und „stärkere Beleuchtung“ in dem anderen (dem schwarzen) Kasten zu sehen. Gleichzeitig sehen wir auch das Innere des einen Kastens schwarz, das des anderen weiß mit mehr oder weniger deutlichem Oberflächenfarbencharakter. Diese Beobachtung zeigt also, daß für das Zustandekommen einer *Sonderung in Beleuchtung und Beleuchtetes* zum mindesten zwei Oberflächen von verschiedenem Remissionsvermögen im Gesichtsfelde vorhanden sein müssen, und daraus folgt weiter, daß das simultane Vorhandensein von zwei (oder mehreren) ihrem Remissionsvermögen nach verschiedenen Oberflächen im Gesichtsfelde *einen* maßgebenden Faktor für die Sehraumgliederung und damit für die *Sonderung in Beleuchtung und Beleuchtetes* darstellt. In besonders instruktiver Weise zeigt sich das bei folgendem Versuch:

Wir stellen in einem halb verdunkelten Raume eine tuchschwarze (ungeschlitzte) Kreiselscheibe von ca. 10 cm Radius auf und konzentrieren auf sie das Licht einer Bogenlampe so, daß die Randstrahlen des Lichtkegels möglichst scharf mit dem Rande der Scheibe zusammenfallen. (Damit außer der Kreiselscheibe keine anderen Gegenstände von dem Bogenlampenlicht getroffen werden, auch nicht etwa der Kreiselknopf, klebt man am besten die tuchschwarze Scheibe auf eine kleine Metallscheibe, die fest auf die Kreiselachse aufgesetzt werden kann.) In Rotation versetzt, erscheint nun die tuchschwarze Scheibe *weiß* oder *weißlichgrau*, und zwar in derjenigen (wahrgenommenen) „Beleuchtung“ oder Raumhelligkeit, die in dem übrigen schwachbeleuchteten Versuchszimmer herrscht. *Dieser Eindruck des Weiß ist* — unter den angegebenen Bedingungen — *absolut zwingend*: Irgendwelche Erwägungen über die tatsächlich herrschenden Beleuchtungsverhältnisse vermögen daran nichts zu ändern, man ist nicht imstande, statt des „Weiß“ ein „stark beleuchtetes Schwarz“ zu sehen. Es ist auch gleichgültig, ob man die Scheibe aus unmittelbarer Nähe oder aus größerer Entfernung betrachtet¹. Den Lichtkegel der Lampe sehen wir als ein für sich existierendes raumhaftes Gebilde von großer Helligkeit, welches zusammen mit dem übrigen Zimmerinventar in den gesamten Sehraum von schwacher Helligkeit oder Beleuchtung eingebettet ist.

Mit einem Schlage ändert sich aber der Eindruck, sobald man ein, wenn auch nur ganz kleines, aber in Wirklichkeit weißes Papierstückchen in den Strahlengang der Bogenlampe einführt und dieses einige Zentimeter vor die rotierende Scheibe hält: *Im selben Augenblicke sehen wir die Scheibe „schwarz“, das Papierstückchen „weiß“, und zwar beide „intensiv beleuchtet“*. Die Plötzlichkeit, mit der dieses qualitative Umschlagen von Weiß in Schwarz vor sich zu gehen pflegt, ist verblüffend. Man hat dabei nicht etwa den Eindruck, die Farbe der Scheibe durchlaufe glissandoartig alle Übergänge von Weiß nach Schwarz, sondern man erhält den Eindruck, daß *an die Stelle eines Weiß in schwacher, ein Schwarz in starker Beleuchtung getreten ist*².

¹ Über einen wesensverwandten Versuch berichtet schon HELMHOLTZ (Optik 2, 110): „Wenn man . . . eine graue Kreisfläche auf weißem Papier anbringt und durch eine Sammellinse Licht auf sie konzentriert, ohne daß das weiße Papier gleichzeitig mitbeleuchtet wird, so kann man das Grau weiß erscheinen lassen, als das weiße Papier. . .“ Ich habe diesen Versuch vielfach wiederholt, aber immer gefunden, daß er nur dann so ausfällt, wie HELMHOLTZ beschreibt, wenn man aus relativ großer Entfernung beobachtet. Betrachtet man hingegen die intensiv beleuchtete graue Scheibe ganz aus der Nähe, dann erscheint sie nicht „weißer“ als das weiße Papier, sondern „grau“, wenn auch „lebhaft“ und „hell“, in starker Beleuchtung. Es kommt hier also jene Gesetzmäßigkeit zum Ausdruck, die KATZ als Feldgrößensatz I. Ordnung bezeichnet hat (oben S. 631). Hingegen konnte ich bei dem oben im Text angegebenen Versuch mit der rotierenden schwarzen Scheibe niemals einen Einfluß der Entfernung auf den zu beobachtenden Effekt feststellen.

² Bei einer mehr unnaiven „kritischen“ Verhaltensweise merkt man deutlich, daß bei dem Umschlagen von schwachbeleuchtetem Weiß in starkbeleuchtetes Schwarz etwas

Gleichzeitig mit diesem Umschlage ändert sich auch die Erscheinungsweise des Lichtkegels: dieser verliert mehr oder weniger den Charakter eines dingartigen, in einem schwach beleuchteten Gesamtraum eingebetteten Gebildes, man nimmt vielmehr mit sinnlicher Deutlichkeit wahr, daß in dem vom Lichtkegel eingenommenen „leeren“ Teil des Gesichtsfeldes eine viel intensivere Beleuchtung herrscht. Wir sehen also, daß gleichzeitig mit dem Umschlage des Weiß in Schwarz der gesamte Sehraum sich in spezifischer Weise umorganisiert: In dem Ganzen des Sehraumes entstehen Unterganze mit voneinander sich abhebenden Sonderhelligkeiten; es tritt also eine charakteristische Gliederung oder Unterteilung des vorher als mehr oder weniger homogen beleuchtet erscheinenden Sehraumes auf. Entfernt man das kleine weiße Papierstückchen, so schwindet im selben Moment auch der Eindruck vom Vorhandensein der verschiedenen Raumunterganze, der Beleuchtungseindruck vereinheitlicht sich im Gesamtraum, und die Kreiselscheibe erscheint wieder „weiß“.

Betrachtet man bei dem Versuch die Kreiselscheibe aus großer Nähe, so kann man das beschriebene Umschlagen von Weiß in Schwarz und umgekehrt im wesentlichen schon dadurch erzielen, daß man die Scheibe abwechselnd bald rotieren läßt, bald anhält. Sobald nämlich die Scheibe still steht, werden die kleinen Staubpartikelchen und Fasern des Tuschschwarz sichtbar, die mehr Licht reflektieren als der Grund, und das Sichtbarwerden der lichtstärkeren letzten Feinheiten bewirkt, wenn auch nicht so deutlich, den gleichen Effekt wie das Erscheinen des weißen Papierstückchens im Lichte der Bogenlampe während der Rotation der Scheibe.

Wieder eine andere Modifikation des Versuches ist folgende: Mit Hilfe einer Irisblende wird der Lichtkegel der Bogenlampe langsam vergrößert, so daß immer größere Partien von der Umgebung der Scheibe intensiv mitbeleuchtet werden. Indem jetzt immer mehr Flächen von verschiedener Reflexionsfähigkeit intensiv beleuchtet werden, stellt sich ebenfalls der Eindruck einer in einem (größeren) Teile des Gesichtsfeldes herrschenden stärkeren Beleuchtung ein, und das Weiß der Scheibe geht — vielfach allmählich — in den Eindruck eines intensiv beleuchteten Grau oder Schwarz über. Dabei ist allerdings bei dieser Versuchsvariation die Mitwirkung jener Gesetzmäßigkeit zu berücksichtigen, die KATZ als Feldgrößensatz I. Ordnung bezeichnet hat (oben S. 631).

Der beschriebene Versuch hat hinsichtlich des Umschlagens von Weiß in Schwarz eine Ähnlichkeit mit dem Fleckschattenversuch von HERING (vgl. oben S. 600), nur liegen bei diesem letzteren, wo alles gleichsam in verkleinertem Maßstabe geschieht, die Verhältnisse in phänomenaler Hinsicht etwas anders. Der Vergleich mit dem Fleckschattenversuch von HERING ist uns aber deshalb wichtig, weil er zeigt, wie grundverschieden die *äußeren Ursachen* sein können, die das Umschlagen eines schwach beleuchteten Weiß in ein intensiv beleuchtetes Schwarz herbeiführen. HERING erzielt das Umschlagen dadurch, daß er um den Kernschatten einen breiten schwarzen Strich zieht, der den Halbschatten deckt, in unserem Versuch hingegen wird der Effekt des Umschlages durch das Sichtbarwerden einer Helligkeitsdifferenz innerhalb der vom Lichtkegel eingenommenen Gesichtsfeldpartie verursacht. Aber trotz der so verschiedenen äußeren Ursachen bleibt die eigentliche Sachlage in beiden Fällen die gleiche: Wie bei unserem Versuch mit der Scheibe geht auch bei dem Fleckschattenversuch das Umschlagen von „Weiß“ in „Schwarz“ und umgekehrt Hand in Hand mit einer charakteristischen Umorganisation eines Sehfeldbezirkes. HERINGS umrahmtes kleines Feld wird in der „Beleuchtung des Gesamtraumes“ gesehen, und es erscheint dann als schwarze Oberflächenfarbe (als Fleck); fällt aber die Umrahmung fort, dann ist die Reizkonstellation so, daß es zwingender (natürlicher) wird, innerhalb des Gesamtraumes einen kleinen Bezirk mit einer Sonderbeleuchtung

invariant bleibt, nämlich der Lebhaftigkeits- oder Eindringlichkeitsgrad der Scheibe. Dies erklärt sich daraus, daß von der rotierenden Scheibe nach wie vor die gleiche Lichtmenge ins Auge dringt; wir wissen aber, daß der Eindringlichkeitsgrad einer Farbfläche nur von der Stärke der retinalen Erregung abhängt (KATZ).

zu sehen, und das objektiv gleiche Feld erscheint jetzt als beschattetes Weiß. In ähnlicher Weise dürften sich auch die Variationen erklären, die BÜHLER (Handbuch, S. 78) am Fleckschattenversuch vorgenommen hat.

Von unseren Überlegungen erklären sich im Prinzip auch die Resultate der verschiedenen messenden Versuche, über die wir S. 612 ff. berichtet haben, vor allem die Grundtatsache, daß eine Lochfarbengleichung in eine (subjektive) Ungleichung umschlägt, wenn man den Lochschirm entfernt und zu einer direkten Betrachtung der Scheiben übergeht. Sofern wir nämlich bei der freien Betrachtung der Scheiben, wie KATZ sagt, „die Beleuchtungsverhältnisse überschauen“, d. h. im *Ganzen* des Sehraumes *Unterganze* mit voneinander sich abhebenden Sonderhelligkeiten wahrnehmen, sehen wir jede Scheibe in derjenigen Qualitätsausprägung, die *ihrem* Beleuchtungseindruck entspricht. Durch den Lochschirm betrachtet, erscheinen nun die von den objektiv gleich lichtstarken Scheiben herrührenden Lochfarben deshalb gleich, weil der Lochschirm die Beleuchtungsverhältnisse objektiv und subjektiv vereinheitlicht — und zwar *nur vereinheitlicht* und nicht gleichzeitig reduzierend auf ein „mehr retinales“. Sehen wirkt — und es selbstverständlich ist, daß bei ein und demselben Beleuchtungseindruck objektiv gleiche Strahlungen gleich erscheinen.

Was die Lochfarben betrifft, so folgen sie zwar willig jeder Beleuchtungsänderung jener Oberflächen, von denen sie herrühren, aber ihr Aussehen bleibt nicht unabhängig von der Beleuchtung des Schirmes, in dessen Löchern sie erscheinen, eine Tatsache, die man für gewöhnlichen Kontrast gehalten und auch im Sinne des Kontrastes gedeutet hat. Gilt doch die „Lochmethode“ als besonders vorzügliches Verfahren zur Demonstration und Untersuchung des Kontrastes. Indessen liegen die Verhältnisse nicht so einfach. Stellen wir uns für den Augenblick auf den Standpunkt, daß es eine Transformation, etwa im KATZschen Sinne, gibt. Wir nehmen einen gewöhnlichen Lochschirm in „nichtnormaler“ Beleuchtung, etwa einen schwach beleuchteten weißen Schirm, dessen „Weiß“ wir mit KATZ für eine Transformationsfarbe halten wollen. Die Löcher des Schirmes sollen von einer Strahlung ausgefüllt sein, die von einem tonfreien Papier herrührt. Nun kann man durch passende Wahl der Beleuchtung dieses Papiers die Löcher in der Ebene des Schirmes verschwinden lassen (= Methode des verschwindenden Flecks) und, in der Annahme, daß die Farbe des Lochschirmes eine transformierte ist, folgern, daß auch die Lochfarbe wegen ihres gleichen Aussehens mittransformiert wird. In der Tat hat JAENSCH aus ähnlichen Motiven eine Lochfarbe für eine Transformationsfarbe gehalten (oben S. 666). Wir mußten diese Auffassung von JAENSCH zwar ablehnen und müssen auch die Darlegungen entschieden zurückweisen, die BOCKSCH¹ an diese und ähnliche Tatsachen knüpft. Aber wir müssen gestehen, daß hier ein Problem vorliegt, das uns für die Erklärung mancher umstrittener Tatsachen der Farbenlehre von Wichtigkeit zu sein scheint. Wir können aber hier nicht näher darauf eingehen (vgl. dazu S. 669, Anm. 1).

Ähnlich wie der Lochschirm muß jedes Mittel, durch das eine Vereinheitlichung des Beleuchtungseindruckes zustandekommt, wirken, auch wenn diese Vereinheitlichung gar nicht die objektiven Beleuchtungen, sondern nur den Beleuchtungseindruck betrifft. Dadurch erklärt sich die (S. 599) erwähnte Tatsache, daß wir unter Umständen *auch ohne Lochschirm* ein schwächer belichtetes weißes und ein (objektiv gleich lichtstarkes) stärker belichtetes schwarzes Papier vergleichsweise photometrisch sehen können. Wir sahen, daß es dazu einer „Einstellung auf reine Optik“ bedarf, daß man, um mit KÖHLER zu sprechen, sich von der Gegenständlichkeit der Oberflächen loslösen und diese zu einer Art von Lichtflächen degradieren muß. Nun bewirkt aber gerade eine solche, die Umwelt „entwirklichende“ Einstellung eine Einbuße der Farbflächen an Oberflächencharakter, eine Lokalisation derselben in die gleiche, wenn auch nur fingierte Ebene und ein Schwinden oder Zurücktreten des Eindruckes von der Beleuchtungsverschiedenheit im Sehraume.

In diesem Zusammenhange möchten wir auf einen Nachbildversuch von KATZ verweisen (Erscheinungsweise, S. 408). Wenn man sich durch Betrachtung zweier Papier-

¹ BOCKSCH: Zitiert auf S. 661.

flächen, die gleiche Strahlungen unserem Auge zureflektieren, aber verschiedenen Beleuchtungen ausgesetzt sind, negative Nachbilder erzeugt und diese auf denselben Hintergrund projiziert, so weisen diese Nachbilder keinen bemerkbaren Unterschied auf, selbst wenn die *direkt* betrachteten Papierflächen (die Vorbilder) infolge der „Farbenkonstanz“ ein sehr deutlich verschiedenes Aussehen haben. KATZ schloß daraus, „daß das Nachbild eines Farbeindrucks nur von der peripheren Erregung und nicht von der zentralen Transformation abhängig ist, welche diese Erregung erfährt“. Nein — die Nachbilder erscheinen gleich, weil sie als Nachbilder nicht als in verschiedener Beleuchtung gesehen werden können.

Wir verstehen jetzt auch die Gesetzmäßigkeiten, die KATZ als *Feldgrößen-sätze* bezeichnet hat (oben S. 631), wir verstehen ferner die verschiedene Wirkung des *direkten* und *indirekten*, des *binokularen* und *monokularen* Sehens (oben S. 637 und S. 624) und die Wirkung der *Variation der Betrachtungszeit* auf das Zustandekommen sog. Farbenkonstanzphänomene: denn es handelt sich bei diesen verschiedenen Versuchsbedingungen im letzten Grunde um Unterschiede hinsichtlich der Reichhaltigkeit und des spezifischen Charakters der Organisation und Gliederung des Sehraumes. In der gleichen Richtung ist auch die Erklärung für die großen *individuellen Differenzen* zu suchen, die wir bei allen messenden Versuchen hervorgehoben haben. Hierfür ist nicht etwa die Verschiedenheit der Erfahrungsmotive bei den einzelnen Beobachtern maßgebend, sondern der Wechsel und die Labilität der „inneren Einstellung“, der eine verschiedene Sehfeldgestaltung entspricht, etwa analog der Tatsache, daß vermöge verschiedener Einstellung ein mehrdeutiges Muster in verschieden gestalteter Weise erfaßt werden kann.

Der Einfluß der phänomenalen Organisation und Gestaltung der optischen Umwelt auf das Auftreten der Farbenkonstanzphänomene zeigt sich vielleicht mit besonderer Deutlichkeit in dem Verhalten des oben S. 649 ff. geschilderten Patienten mit Wegfall des Sehens von straffen Oberflächen. Bei ihm konnten bestimmte Phänomene, die an die Beziehung von Beleuchtung und Beleuchtetem gebunden sind, wie z. B. die Erscheinungen aufliegender Lichter und Schatten, überhaupt nicht erzeugt werden. Die Sonderung in Beleuchtung und Beleuchtetes mit allen damit Hand in Hand gehenden Momenten unseres natürlichen, auf das „Dingliche“ gerichteten Sehens war bei dem Kranken reduziert, und daher konnten bei ihm nur die mehr groben Erscheinungen der Farbenkonstanz nachgewiesen werden.

Schließlich glauben wir auch zu verstehen, daß Tiere, in deren Leben das Sehen von Bedeutung ist, eine Sehfunktion im Sinne der Farbenkonstanz besitzen. Das kann nur problematisch erscheinen, wenn man die beschriebenen Wahrnehmungstatsachen im wesentlichen als ein Umformungsprodukt der Erfahrung, also als den Effekt verwickelter und gar nicht selbstverständlicher Funktionen ansieht. Wir haben aber schon S. 647 ff. gefragt, ob es überhaupt gelingen würde, die untersuchten Tiere zu einem vergleichsweise photometrischen Sehen der verschieden beleuchteten Gegenstände (dem angeblich einfacheren) zu veranlassen. Wir glauben es nicht; denn gerade die dazu erforderliche, die Umwelt entwicklungshemmende Sehweise dürfte, da sie für das Tier in keiner Weise Bedeutung hat, die entwicklungsgeschichtlich kompliziertere und differenziertere Verhaltensweise sein.

So wie der hier vertretene Standpunkt die Richtlinien für das Verständnis der sog. Konstanz *tonfreier* Farben bei Variation der Beleuchtungsstärke gibt, so liefert er in analoger Weise auch Anhaltspunkte für das Verständnis der Farbenkonstanzphänomene bei buntfarbiger Beleuchtung. An sich ist die Tatsache der Sonderung in Beleuchtung und Beleuchtetes bei objektiv buntfarbiger Beleuchtung nicht erstaunlicher als bei objektiv unbunter, aber verschieden starker. Indessen ist die nicht zu bezweifelnde quantitative und qualitative

Unterlegenheit der Konstanzphänomene bei buntfarbiger Beleuchtung ein Problem, das zur Zeit kaum befriedigend zu beantworten ist. Wer die Tatsachen aus eigener Anschauung kennt, dürfte wohl zugeben, daß die Festigkeit und Straffheit der optischen Feldgliederung bei nur halbwegs intensiver Buntfärbung der Beleuchtung leidet. Wie KATZ mit Recht hervorhob, hat eine intensivere Beleuchtungsfarbe eine verwischende Wirkung auf die Oberflächenstruktur: Die buntfarbigen Oberflächen unserer Gebrauchsgegenstände weisen niemals eine so ausgesprochene Gleichförmigkeit der Farbigkeit auf wie Lochfarben, sie zeigen vielmehr in ihren letzten Einheiten eine gewisse Ungleichförmigkeit der Färbung, aber eine Ungleichförmigkeit, die nur bei weißem Tageslicht deutlich hervortritt. Bei buntfarbiger Beleuchtung geht diese Ungleichförmigkeit der Färbung zurück, und sie kann, wie KATZ bemerkte, „bei intensiver buntfarbiger Beleuchtung fast zum Verschwinden gebracht werden, indem dann eine nahezu völlige (buntfarbige) Angleichung aller Flächenelemente erfolgt“ (Erscheinungsweise, S. 391). Schon dieser Effekt — und er hängt nur von der Intensität, nicht aber von der Qualität der buntfarbigen Beleuchtung ab — erschwert eine prägnante Sonderung in Beleuchtung und Beleuchtetes. Im Zusammenhang hiermit dürfte auch die von KATZ und neuerdings besonders von KRAUSS und BOCKSCH gemachte Beobachtung stehen, daß die Beurteilung von Oberflächenfarben in bunter Beleuchtung unter bestimmten Bedingungen von einer eigenartigen Labilität ist.

Dazu kommt noch etwas anderes und wohl sehr Wichtiges. Variiert die Stärke der (unbunten) Beleuchtung, so bleibt die Rangfolge der *tonfreien* Oberflächen *unverändert*, da ja das Remissionsvermögen einer Körperoberfläche eine Konstante ist. Eine Schwarzweißreihe von Papieren bleibt als solche (mit gewissen mehr nebensächlichen Änderungen) bestehen, auch wenn infolge einer Veränderung der Beleuchtungsstärke jedes Glied der Reihe in einer veränderten Ausgeprägtheit und Lebhaftigkeit auftritt. Das Erhaltensein der Rangfolge der Körper von tonfreier Farbe bei Variation der Beleuchtungsstärke dürfte nun ein wichtiger Faktor für die Sonderung in Beleuchtung und Beleuchtetes sein, ein Faktor, der in analoger Weise bei buntfarbiger Beleuchtung eines mit tonfreien und bunten Farbflächen ausgefüllten Gesichtsfeldes nicht in Betracht kommt. Dieser Umstand dürfte die quantitative Unterlegenheit der Konstanzphänomene bei buntfarbiger Beleuchtung verständlich machen.

Wir sagten schon, daß das Problem der „Farbenkonstanz der Sehdinge“ nur ein Spezialproblem der umfassenderen Frage nach der sog. „Konstanz“ unserer Wahrnehmungswelt überhaupt ist. Wie die Farben der Sehdinge relativ unabhängig bleiben von der Beleuchtungsänderung, so bleibt auch ihre Größe in weitem Maße unabhängig von der Entfernung, aus der sie betrachtet werden, d. h. unabhängig von der Größe des ihnen entsprechenden Netzhautbildes, und in ähnlicher Weise bleibt auch ihre Form weitgehend unabhängig von der Form des Netzhautbildes. Und wieder analoge Konstanzphänomene sind uns bei Gewichtshebungen¹, im Temperaturgebiete² und im Gebiete der Schallwahrnehmung³ bekannt. Die Probleme, die sich überall hier ergeben, sind in weitgehendem Maße analog dem der Farbenkonstanz.

¹ FISCHER, H.: Transformationserscheinungen bei Gewichtshebungen. Z. Psychol. **98**, 342ff. (1926).

² KATZ, D.: Der Aufbau der Tastwelt. Z. Psychol., Ergzbd **11**, 163ff. (1925).

³ WERNER, H.: Grundfragen der Intensitätspsychologie. Z. Psychol., Ergzbd **10**, 68ff. (1922).

Zur Theorie des Tages- und Dämmerungssehens.

Von

J. v. KRIES

Freiburg i. B.

Mit 3 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

H. v. HELMHOLTZ: Handbuch d. Physiol. Optik. III. Aufl. Bd. 2. — J. v. KRIES: Gesichtsempfindungen. Nagels Handbuch der Physiol. Bd. 3, S. 109ff. — J. v. KRIES: Zur Physiologischen Farbenlehre. Kl. M. f. A. Bd. 70, S. 577.

Die biologischen Einrichtungen und Vorgänge stehen überall in so verschlungenen Zusammenhängen, daß jede Tatsache in sehr verschiedene Verbindungen gebracht und unter mancherlei verschiedenen Gesichtspunkten betrachtet werden kann. Je nach dem gewählten Standpunkt empfiehlt es sich auch für die Darstellung, die Tatsachen in der einen oder anderen Weise zu gruppieren und zusammenzufassen. In der Lehre von den Gesichtsempfindungen kann zunächst gefragt werden, wie das Empfinden von der Art der äußeren Beeinflussung des Sehorgans, namentlich von der Belichtung, aber auch von dem Zustand des Organs selbst, von räumlichen und zeitlichen Verhältnissen usw. abhängt. Es ergibt sich so eine Betrachtung der Tatsachen, die den Vorzug hat, sich dem direkt Beobachtbaren unmittelbar anzuschließen. Sobald wir jedoch versuchen, uns auf Grund aller möglicher Tatsachen, nicht bloß physiologischer, sondern auch physikalischer, anatomischer usw., ein Bild von der Einrichtung und Funktionsweise des Sehorgans zu machen, ist es geboten, die Tatsachen danach zu ordnen, was sie mit Bezug auf derartige Fragen lehren. Unter den Anschauungen über das Sehorgan, die in den letzten Jahrzehnten aufgestellt und erwogen worden sind, ist eine der am meisten beachteten die, daß die beiden in der Netzhaut vorhandenen Arten des Sehepithels, Zapfen und Stäbchen, beide an der Sehfunktion beteiligt sind, so jedoch, daß sie sowohl hinsichtlich der Bedingungen, unter denen sie in Tätigkeit treten, wie auch hinsichtlich der durch sie ausgelösten Empfindungserfolge verschieden sind. Man kann dieser Anschauung zufolge kurz von zwei Sehweisen sprechen, dem an die Zapfen gebundenen *Tagessehen* und dem durch die Stäbchen vermittelten *Dämmerungssehen*, wobei dann weiter angenommen wird, daß je nach besonderen Umständen diese beiden Funktionen in einer weitgehenden Abstufung sich miteinander kombinieren. Ich habe für diese Annahme den Namen der *Duplizitätstheorie* vorgeschlagen¹, mit dem sie jetzt auch in der Regel bezeichnet wird. Bei der Wichtigkeit dieser Anschauung scheint es zweckmäßig, eine Übersicht derjenigen Tatsachen zu geben, die für ihre Beurteilung in Betracht kommen. Dies soll im folgenden geschehen. Dabei kann natür-

¹ v. KRIES: Gesichtsempfindungen. Nagels Handb. d. Physiol. 3, 185.

lich nicht vermieden werden, auf Tatsachen Bezug zu nehmen, die auch schon an anderen Stellen dieses Handbuchs in anderem Zusammenhange zu besprechen waren.

I. Dämmerungsungleichheit tagesgleicher Lichter. PURKINJESCHES Phänomen.

Die wichtigste Gruppe der hier zu erwähnenden Tatsachen ist die folgende: Schon vor langer Zeit waren den Beobachtern als besonders merkwürdig gewisse einfache Gesetzmäßigkeiten entgegengetreten, die auch in bezug auf die Bildung des Sehorgans einfache und bedeutungsvolle Folgerungen zu gestatten schienen. Sie werden jetzt in der Regel als die GRASSMANNschen Gesetze der Lichtmischung bezeichnet¹. Etwa zu Beginn der 90er Jahre des vorigen Jahrhunderts stellte sich heraus, daß jene Gesetzmäßigkeiten nicht in voller Strenge und Allgemeinheit zutreffen, daß vielmehr zweifelhafte, unter Umständen sogar ungemein beträchtliche Abweichungen von ihnen vorkommen. Und wenn nun in jenen Gesetzmäßigkeiten eine *einfache und einheitliche* Funktionsweise des Sehorgans sich auszudrücken schien, so sind es nun diese Abweichungen, die auf die erwähnte *doppelte* Bildung desselben hinweisen, die zu der Ausbildung der erwähnten Anschauung den Anstoß gegeben haben und ihre wichtigsten Grundlage darstellen. Es sind zwei solche Gesetzmäßigkeiten, die in dieser Hinsicht in Betracht kommen. Die eine besteht darin, daß, wenn *zwei Lichter oder Lichtgemische gleich aussehen, diese Gleichheit auch erhalten bleibt, wenn die Intensität sämtlicher Lichter im gleichen Verhältnis vermehrt oder vermindert wird*. Man kann diesen Satz kurz als die *Multiplizierbarkeit der optischen Gleichungen* bezeichnen und dahin formulieren, daß, wenn zwei Lichter (oder Lichtgemische) L_1 und L_2 gleich aussehen, auch $n \cdot L_1$ und $n \cdot L_2$ gleich aussehen, wo n jeden beliebigen, über oder unter der Einheit gelegenen Zahlenwert bedeuten kann.

Daß sich dies so verhalte, ist dem Wortlaut nach in die sog. „GRASSMANNschen Gesetze der Lichtmischung“ eingeschlossen, und zwar in denjenigen Satz, der besagt, daß gleich aussehende Lichter gemischt gleich aussehende Mischungen ergeben (symbolisch: wenn L_1 ebenso aussieht wie L_2 und L_3 ebenso wie L_4 , so sieht auch $L_1 + L_3$ ebenso aus wie $L_2 + L_4$). Indessen hat sich die ältere experimentelle Prüfung der GRASSMANNschen Gesetze auf den hier interessierenden Fall proportionaler und zwar sehr ausgiebiger Verstärkung oder Abschwächung beider Lichter wohl kaum erstreckt. Vielmehr ist die Gültigkeit des Satzes für diese Fälle wohl meist, namentlich auch von HELMHOLTZ, als selbstverständlich vorausgesetzt worden. Eine speziell dieser Frage geltende Untersuchung habe ich 1883 angestellt in Verbindung mit BRAUNECK² mit dem Ergebnis, daß wir Abweichungen von jener Regel nicht finden konnten.

Eine zweite Frage, die der eben besprochenen ähnlich ist und mit ihr in engem Zusammenhang steht, ist die, ob das *Gleicherscheinen zweier Lichter durch den jeweiligen Zustand des Sehorgans* (Verhältnisse der Ermüdung, Umstimmung, Adaptation) *beeinflusst wird*, mit andern Worten: ob, wenn zwei Lichter bei einem beliebigen Zustande des Sehorgans gleich aussehen, diese Gleichheit sich bei beliebigen Zustandsänderungen erhält. Daß dies der Fall sei, daß die optischen Gleichungen also auch in dieser Hinsicht allgemeingültig seien, ist wohl in älterer Zeit auch meist stillschweigend vorausgesetzt worden. Die Frage, ob sich das

¹ Vgl. HELMHOLTZ: Physiol. Optik, 3. Ausg., 2, 112. — v. KRIES: Nagels Handb. d. Physiol. 3, 114.

² v. KRIES u. BRAUNECK: Arch. f. Physiol. 1883. Daß der in Rede stehende Satz zwar nicht eigentlich falsch, aber nur mit wichtigen Einschränkungen zutreffend ist, ist uns damals entgangen. Vgl. darüber die historischen Bemerkungen am Ende dieses Abschnittes.

wirklich so verhält, ist in ganz allgemeiner Formulierung zuerst von mir aufgeworfen und im bejahenden Sinne beantwortet worden¹. Noch beträchtlich später (1883) hat HARTG die Gültigkeit der beiden genannten Gesetze als den Satz von der Konstanz der optischen Valenzen zusammengefaßt und angegeben, daß es sich durch mannigfache Untersuchungsreihen immer wieder von der Richtigkeit dieser beiden Voraussetzungen überzeugt habe². Auch die Regel, daß die optischen Gleichungen von dem Zustand des Sehorgans unabhängig sind, gilt, wie wir jetzt wissen, nur in beschränktem Umfange, worauf unten des genaueren zurückzukommen ist.

Eine Abweichung von den erwähnten Regeln wurde zuerst, soweit mir bekannt, von ALBERT³ angegeben. Desser bemerkte, daß, wenn man bei hohen absoluten Lichtstärken ein Gemisch aus spektralem Rot und Grün herstellt, das einem einfachen spektralen Gelb genau gleich erscheint, diese Gleichheit bei proportionaler Abschwächung sämtlicher Lichter nicht erhalten bleibt; das gemischte Licht erscheint heller und blässer als das homogene. Weitere Fälle dieser Art wurden unabhängig und nahezu gleichzeitig von EBBINGHAUS⁴ und von Mrs. LADD-FRANKLIN⁵ beobachtet. Sie fanden, daß ein aus Rot und Blaugrün, ein aus Gelb und Blau und ein aus Grüngelb und Violett gemischtes Weiß sich bei proportionaler Abschwächung in ungleichem Maße verdunkeln.

Von großer Bedeutung war die Ausdehnung derartiger Untersuchungen auf Dichromaten (Personen mit angeborener partieller Farbenblindheit), die wir A. KÖHL⁶ verdanken. Die späteren Untersuchungen haben nun mit völliger Sicherheit herausgestellt, daß der Satz von der Konstanz der optischen Valenzen nur mit großen Einschränkungen zutrifft und daß unter Umständen bedeutende, ja sogar kolossale Abweichungen von ihm stattfinden. Es hat sich dabei als zweckmäßig herausgestellt, die beiden Sätze, die in ihm vereinigt sind, nämlich die Unabhängigkeit der optischen Gleichungen von der absoluten Intensität der einwirkenden Lichter und von dem Zustande des Sehorgans, nicht auseinanderzuziehen, sondern, wenigstens zunächst, zusammenzufassen. Im allgemeinen nämlich stehen beide Verhältnisse in enger Verbindung. Ändert sich nämlich die absolute Stärke der einwirkenden Lichter, so greift damit auch alsbald, obwohl sogar momentan, eine Veränderung im Zustand des Sehorgans Platz. Wir können also nicht ohne weiteres von den genannten beiden Bedingungen jede Beziehung für sich ändern. Aus diesem Grunde ist es ratsam, zunächst die extreme Falle zu sehen, die sich in beiden Hinsichten voneinander unterscheiden. Wir bezeichnen demgemäß als *Tagessehen* dasjenige, welches bei hohen Lichtstärken und helladaptiertem Auge stattfindet, als *Dämmerungsehen* dasjenige bei sehr geringen Lichtstärken und zugleich dunkeladaptiertem Auge. Die Gruppe von Tatsachen, mit der wir uns hier zu beschäftigen haben, besteht darin, daß die optischen Gleichungen des Tages- und des Dämmerungsehens voneinander verschieden sind, mit andern Worten, daß *Tagesgleiche* Lichter *dämmerungsgleich* sind. Wir können dabei zugleich noch einen Umstand von grundlegender Bedeutung vorausschicken. Er besteht darin, daß beim Dämmerungsehen eine Unterscheidung von Farben nicht stattfindet, sondern nur Abstraktionen größerer oder geringerer farbloser Helligkeit gesehen

¹ v. Kries, Beiträge zur Psychologie der Gesichtsempfindungen. Arch. f. Psychol. 1878, 503.

² Siehe HARTG: Über den Einfluß der Mischungsintensität auf spektrale Farbmischungen. Phlogos Arch. 54, 309 (1893).

³ ALBERT: Wied. Ann. 16, 129 (1882).

⁴ EBBINGHAUS: Z. Psychol. 5, 1896. LADD-FRANKLIN, CHE. Ebbings 4, 211 (1896) = Nature 48, 517.

⁵ KÖHL, A.: Sitzber. d. Berl. Akad. 1897, 871. BRÜNNER: Z. Psychol. 5, 323. — TOWN, Ebbings 7, 279.

werden. Für das Dämmerungssehen ist also jedes Licht durch seinen Helligkeitsgrad vollständig charakterisiert¹. Die Dämmerungsungleichheit tagesgleicher Lichter kann daher auch dahin ausgedrückt werden, daß *tagesgleiche Lichter ungleiche Dämmerungswerte besitzen*. Wie weit nun dies durch den Unterschied absoluter Lichtstärken bedingt ist, wie weit die Stimmungsänderung des Sehorgans dafür in Betracht kommt, bleibt zunächst dahingestellt, und es soll später auf diese Frage zurückgekommen werden. Am deutlichsten und überzeugendsten hat sich das Auseinanderfallen der Tages- und der Dämmerungsungleichheiten herausgestellt, als die Sehorgane von Personen, die der vormals als Grünblinde, jetzt als *Deuteranope* bezeichneten Klasse angehören², in systematischer Weise untersucht wurden. Wie bekannt, sieht für solche Personen jedes spektrale Licht ebenso aus wie eine bestimmte Mischung eines lang- und eines kurzwelligen. Es wurden also für eine passend gewählte Zahl spektraler Lichter (31) zunächst bei hohen Lichtstärken und helladaptiertem Auge diejenigen Mengen roten und blauen Lichtes (642 und 460,8 $\mu\mu$) festgestellt, die ihnen genau gleich erschien. Für jedes beliebige Licht kann man nun den ihm selbst zukommenden Dämmerungswert vergleichen mit dem Dämmerungswert des ihm hellgleichen Rot-Blau-Gemisches. Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigt die folgende Tabelle.

Tabelle 1. Vergleich der Dämmerungswerte der homogenen Lichter und der helläquivalenten Mischungen aus Rot (642) und Blau (460,8).

Spektraler Ort der homogenen Lichter $L\hat{e}_\alpha=0$	Dämmerungswert des homogenen Lichtes d_h	Dämmerungswert des Rotanteils im Gemisch	Dämmerungswert des Blauanteils im Gemisch	Ganzer Däm- merungswert des Gemisches d_g	Verhältnis des Dämmerungswertes des homogenen Lichtes zu dem des helläquivalenten Gemisches d_h/d_g
1 (656)	19,3	22,2	—	22,2	0,9
2 (642)	36	36	—	36	1
3 (628)	110	53	—	53	2,1
4 (615)	254	63	—	63	4,0
5 (603)	276	70	—	70	3,9
6 (591)	599	64	—	64	9,2
7 (581)	1276	57	—	57	22
8 (571)	2061	47	—	47	44
9 (561)	2477	38	—	38	65
10 (552)	2930	30	—	30	98
11 (544)	3027	24	—	24	126
12 (536)	2820	19	14	33	85
13 5 (525)	2055	12	26	38	54
15 (515)	1576	7,1	61	68	23
16,5 (505)	1015	3,6	78	82	12
18 (496)	697	1,7	104	106	6,6
19,5 (488)	486	0,8	134	135	3,6
21 (480)	318	0,4	139	139	2,3
23 (469)	263	0,1	152	152	1,7
24,7 (460,8)	146	—	146	146	1,0
28 (448)	46	—	91	91	0,5
31 (436)	17	—	37	37	0,46

In der üblichen graphischen Darstellung werden sie durch die Abbildung veranschaulicht. Träfe der Satz von der Konstanz der optischen Valenzen in vollem Umfange zu, so müßte ein beliebiges homogenes Licht und das ihm tagesgleiche Rot-Blau-Gemisch die gleiche Dämmerungswerte besitzen, d. h. bei Abschwächung

¹ Von der Ausnahme, die in dieser Hinsicht das äußerste Rot macht, wird unten noch zu reden sein.

² v. KRIES u. NAGEL: Z. Psychol. **12**, 45.

und Dunkeladaption gleich bleiben. Die Zahlen im letzten Stabe der Tabelle müßten also durchweg $= 1$ sein, in der Figur müßte über jedem Punkt die Summe der Ordinaten der beiden unterbrochenen Kurven gleich der Ordinate der ausgezogenen Kurve sein. Man übersieht, daß das keineswegs der Fall ist. Es handelt sich auch nicht um mäßige Abweichungen von einer wenigstens annähernd zutreffenden Regel. Die Dinge liegen vielmehr *toto coelo* anders. Besonders einfach und beachtenswert sind die Verhältnisse für den weniger brechbaren Teil

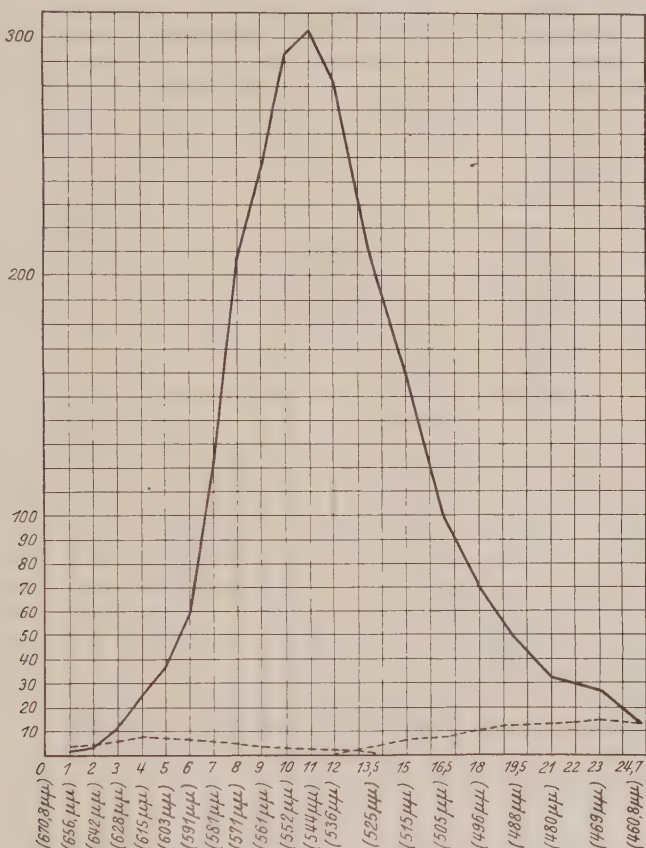


Abb. 212. Dämmerungswerte der homogenen Lichter, — sowie der den homogenen Lichtern helläquivalenten Rot- und Blaumengen, - - - im Dispersionsspektrum des Gaslichtes. (Nach J. v. KRIES und W. NAGEL.)

des Spektrums etwa bis zur Wellenlänge 544. Hier ist (beim Dichromaten) für jedes homogene Licht in dem tagesgleichen Blau-Rot-Gemisch der Blauanteil noch gleich Null. Das betreffende homogene Licht erscheint also auch beim Tagessehen bei passender Regulierung der Lichtstärken dem gewählten langwelligeren Licht ohne Blauzusatz vollkommen gleich. Die hierzu erforderlichen Stärkeverhältnisse sind aber von denjenigen, bei denen die beiden Lichter gleichen Dämmerungswert haben, total verschieden. So hat das Licht 615 den 4fachen, 581 den 20fachen, 561 den 65fachen, 544 den 126fachen Dämmerungswert wie die tagesgleiche Intensität des Lichtes 642 μm . Hiernach war denn zunächst für das deuteranopische Sehorgan erwiesen, daß tagesgleiche Lichter in erheblichem, zum Teil in kolossalem Maße dämmerungsungleich sind. Man darf sagen, daß

beim Übergange vom Tages- zum Dämmerungssehen sich eine völlig andere Sehweise entwickelt, die von jener sich nicht allein durch den Fortfall der Farbenempfindungen, sondern durch eine gänzliche Verschiebung der Verhältnisse physiologischer Gleichwertigkeit unterscheidet.

Ähnliches, wenn auch nicht in ganz so gewaltigem Betrag, gilt für das Sehorgan des *Protanopen* (Rotblinden in älterer Bezeichnung). Die Verhältnisse werden hier durch die Tabelle nachstehend veranschaulicht¹.

Tabelle 2.

Spektraler Ort und Wellenlänge	Dämmerungswert des homogenen Lichtes d_h	Dämmerungswert des Rotanteils im Gemisch	Dämmerungswert des Blauanteils im Gemisch	Ganzer Dämme- rungswert des Gemisches d_g	Verhältnis des Dämmerungswertes des homogenen Lichtes zu dem des helläquivalenten Gemisches d_h/d_g
2 (642)	36	36		36	1,0
3 (628)	110	77		77	1,9
4 (615)	254	126		126	2,0
5 (603)	276	168		168	1,6
6 (591)	599	210		210	2,8
7 (581)	1276	226		226	5,7
8 (571)	2061	252		252	8,2
9 (561)	2477	212		212	11,7
10 (552)	2930	202		202	14,5
11 (544)	3027	170		170	17,6
12 (536)	2820	135		135	20,9
13,5 (525)	2055	94		94	21,8
15 (515)	1576	66	23,5	89,5	17,7
16,5 (505)	1015	34	64	98	10,4
18 (496)	697	17	73	90	8,7
19,5 (488)	486	10,6	108	119	4,1
21 (480)	318	5,8	157	163	1,9
23 (460)	263	2,0	153	155	1,7
24,7 (460,8)	146	—	146	146	1,0

Daß ähnliche Abweichungen zwar in erheblich geringerem, aber doch ansehnlichen und die Fehlergrenzen jedenfalls weit überschreitendem Maße auch für das normale Sehorgan bestehen, lehren die vorhin schon erwähnten Beobachtungen von ALBERT sowie von EBBINGHAUS und MRS. FRANKLIN. In der Tat ist der Dämmerungswert eines aus Rot und Grün gemischten Gelb beträchtlich größer als der eines tagesgleichen homogenen Gelb. Ein aus Grünlichgelb und Violett gemischtes Weiß hat etwa den 7—8fachen Dämmerungswert wie ein tagesgleiches aus Rot und Blaugrün gemischtes.

Aber auch für das normale Sehorgan lassen sich Erscheinungen ganz der gleichen Art und in ähnlichem Betrage beobachten, sobald wir die *farbenblinden Randteile* der Netzhaut untersuchen. Wir kommen hiermit auf weitere Tatsachen von grundlegender Bedeutung. Nahe dem Rande des Gesichtsfeldes (besonders des nasal) erscheinen bekanntlich alle Lichter, in nicht zu großen Feldern dargeboten, farblos. Man kann also bei jedem beliebigen Lichterpaar das Stärkeverhältnis des einen und andern so einrichten, daß die Lichter genau gleich erscheinen. Es zeigt sich nun, daß die hierfür erforderlichen Stärkeverhältnisse bei hohen absoluten Intensitäten und Helladaptation gänzlich anders ausfallen als bei geringen absoluten Lichtstärken und Dunkeladaptation. Im letzteren Falle sind auch hier die „Dämmerungswerte“ maßgebend; die Bedingungen der Gleichheit sind für die äußerste Peripherie nicht anders als für das gesamte Sehorgan. Im ersteren Falle, beim Tagesschen, erhalten wir dagegen Helligkeitsverhältnisse,

¹ v. KRIES: Z. Psychol. 13, 296.

die in gewaltigem Betrage zugunsten der langwelligen Lichter verschoben sind. So liegt z. B. im prismatischen Spektrum des Sonnen- oder Tageslichtes beim Dämmerungssehen, die hellste Stelle bei einem nur mäßig gelblichen Grün (Wellenlänge $536 \mu\mu$), beim Tagessehen aber, wenn die Farben durch stark exzentrische Beobachtung zum Verschwinden gebracht werden, etwa im reinen Gelb (Wellenlänge $588 \mu\mu$). *Die Tagesperipheriewerte sind also von den Dämmerungswerten vollständig verschieden*¹.

Man kann sich von dieser Tatsache mit einfachen Hilfsmitteln eine überzeugende und beweisende Anschauung verschaffen. Man befestige kleine Schnitzel eines roten Papiers auf grauen Papieren von abgestufter Dunkelheit und betrachte sie in starker Exzentrizität, indem man ein Auge schließt, das andere stark auswärts wendet und die Papiere von der nasalen Seite des letzteren ins Gesichtsfeld schiebt. Man findet dann leicht ein graues Papier, auf dem das rote Schnitzel noch eben deutlich weiß erscheint. Nunmehr betrachte man dieses selbe graue Papier mit dem roten Schnitzel bei stark herabgesetzter Beleuchtung und gut dunkeladaptiertem Auge, und man wird das rote Schnitzel als tiefdunkeln Fleck auf dem weit helleren Grunde erblicken.

Die Verhältnisse werden durch die nebenstehende, wohl ohne weitere Erläuterung verständliche Abbildung veranschaulicht.

Zu den angeführten Tatsachen steht in nächster Beziehung eine andere Erscheinung, die unter dem Namen des *Purkinjeschen Phänomens* schon seit vielen Jahrzehnten geläufig ist. Sie besteht bekanntlich darin, daß das Helligkeitsverhältnis ungleichfarbiger Lichter ein sehr wechselndes ist, und zwar von den abso-

luten Intensitäten und dem Adaptationszustande des Auges abhängt. Es mögen zwei ungleichfarbige Papiere, am besten ein rotes und ein blaues, so gewählt sein, daß sie bei voller Tagesbeleuchtung uns etwa gleich hell erscheinen. Betrachten wir sie bei sinkender Beleuchtung, so werden alle Lichter, die von dem einen und dem andern in unser Auge zurückgeworfen werden, annähernd proportional vermindert; zugleich ändert sich auch der Adaptationszustand des Auges. Unter diesen Umständen verschiebt sich das Helligkeitsverhältnis zugunsten des kurzwelligen Lichtes. Man kann diesen Sachverhalt auch so ausdrücken, daß unter den Bedingungen des Tagessehens auch die Helligkeitsverhältnisse *ungleichfarbiger* Lichter, soweit man diese vergleichen kann, jedenfalls von denen des Dämmerungssehens vollkommen verschieden sind, und daß wir auch hier der relativen Bevorzugung der langwelligen Lichter beim Tagessehen, der kurzwelligen beim Dämmerungssehen begegnen.

Es ist das Verdienst HERINGS, auf zwei wichtige, das P.-Ph. betreffende Punkte aufmerksam gemacht zu haben. Der eine ist der eben schon erwähnte, daß es nicht allein auf die Abschwächung der Lichter, sondern ganz besonders auch auf die Adaptation, die Änderung im Zustande des Sehorgans, ankommt. Der andere ist der, daß im schwachen Licht die kurzwelligen Lichter, wenn sie

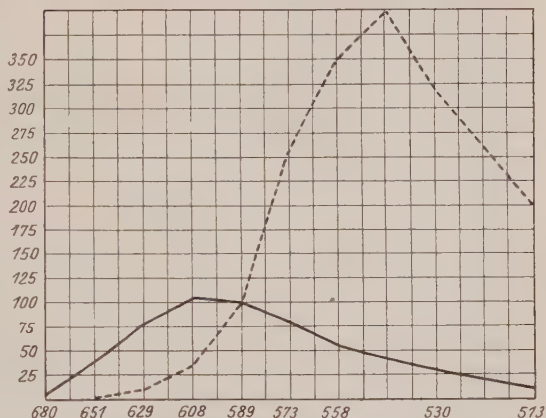


Abb. 213. Verteilung der Peripheriewerte (Helligkeiten für die total farbenblinde Netzhautzone im helladaptierten Zustand) und der der Dämmerungswerte - - - - im Dispersionspektrum des Gaslichts. (Nach v. KRIES.)

¹ v. KRIES: Z. Psychol. 15, 297 (1897).

auch relativ hell erscheinen, sehr abgeblaßt sind; sie gewinnen durch die Adaptation nicht an Farbe, sondern nur an *farbloser Helligkeit*. Auch das Purkinje-Phänomen erklärt sich aus der Annahme zweier Bestandteile sehr befriedigend. Mit fortschreitender Abschwächung der Lichter und zunehmender Dunkeladaptation tritt die Funktion des Dämmerungsbestandteils immer stärker in den Vordergrund, die der Zapfen immer mehr zurück. Die Helligkeitsverhältnisse nähern sich also immer mehr denjenigen, die beim reinen Dämmerungssehen gegeben sind, wobei zugleich der farblose Anteil der Empfindung mehr und mehr in den Vordergrund tritt, so daß die farbigen Lichter blasser und blasser gesehen werden.

Das PURKINJESCHE Phänomen besteht, kurz ausgedrückt, in der Dämmerungsungleichheit von Lichterpaaren, die beim Tagessehen zwar nicht genau übereinstimmend aussehen, wohl aber (bei ungleicher Farbe) den Eindruck gleicher Helligkeit machen.

Die allgemeine Erscheinung, daß mit abnehmender Lichtstärke und zunehmender Dunkeladaptation die Helligkeitsverhältnisse sich verschieben, kann, wie aus dem Gesagten hervorgeht, in mancherlei verschiedenen Formen beobachtet werden. Teils wegen der allgemeinen Gleichartigkeit der Erscheinung, teils wegen der ähnlichen theoretischen Bedeutung ist es empfehlenswert, alle diese Formen unter einem gemeinsamen Namen zusammenzufassen, und es scheint mir ratsam, hierzu die alte Bezeichnung des „*Purkinjeschen Phänomens*“ zu verwenden, womit wir den Sinn dieses Ausdrucks gegenüber dem von langer Zeit her gebräuchlichen erweitern. Man kann dann die altbekannte Form der Erscheinung, bei der sich das Helligkeitsverhältnis ungleichfarbiger Lichter ändert, als *heterochromes* P.-Ph. bezeichnen. Wenn genau gleich aussehende Lichter ihr Helligkeitsverhältnis ändern, so kann man das ein *isochromes* P.-Ph. nennen. Und wenn *farbloße* Lichtgemische ihr Helligkeitsverhältnis ändern, so kann dies als ein P.-Ph. ohne Farben, als ein *achromatisches* P.-Ph. bezeichnet werden. Das achromatische ist also ein besonderer Fall des isochromen. Gemäß dem oben Angeführten ist ein isochromes P.-Ph. besonders ausgesprochen bei den Dichromaten, beim normalen Sehorgan aber in der Netzhautperipherie zu beobachten; das letztere ist zugleich ein achromatisches.

Erwägt man nun, welche Folgerungen in bezug auf Bau und Einrichtung des Sehorgans sich aus den angeführten Tatsachen ziehen lassen, so wird man ohne weiteres mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit auf den Grundgedanken der *Duplizitätstheorie* geführt. In der Tat erscheint es z. B. für das deuteranopische Sehorgan schwer denkbar, daß die Funktionsverhältnisse eines bestimmten Bildes sich in so enormem Verhältnis ändern sollten, daß die Valenzen zweier Lichter unter gewissen Bedingungen gleich, unter anderen im Verhältnis 1:100 verschieden sind. Es erscheint jedenfalls als die näherliegende Vermutung, daß das Sehorgan aus zwei Bestandteilen zusammengesetzt ist, für deren jeden die die Funktionsweise, wenn nicht mit absoluter Strenge, doch sehr annähernd fixiert ist, die aber in einer wechselnden Abstufung ineinandergreifen können. Wir würden also für jedes Sehorgan einen Bestandteil als Träger des Tagessehens, einen andern als Träger des Dämmerungssehens vermuten dürfen. Dabei würde anzunehmen sein, daß der letztgenannte in besonderem Grade von Lichtstärke und Adaptation abhängt.

Das PURKINJESCHE Phänomen im älteren Sinne (das heterochrome) ist in dieser Hinsicht nicht von ganz so entscheidender Bedeutung wie die Dämmerungsungleichheit völlig tagesgleicher Lichter. Immerhin erklärt sich auch diese Erscheinung aus der Annahme, daß ein anderer Bestandteil des Sehorgans beim Dämmerungssehen in Funktion tritt, in der einfachsten und ansprechendsten Weise.

Für die Annahme, daß das Dämmerungssehen an einen selbständigen Bestandteil des Sehorgans gebunden ist, spricht in beachtenswerter Weise noch die Tatsache, daß das Dämmerungssehen bei allen Arten von Sehorganen völlig übereinstimmend gefunden wird. Lichter, die für das normale Auge dämmerungsgleich sind, sind es auch für das protanopische und deuteranopische, für anomale Trichromaten und total Farbenblinde.

Fassen wir die dem einen und dem andern Bestandteil des Sehorgans zuzuschreibenden Eigenschaften kurz zusammen, so wären die folgenden Punkte hervorzuheben:

1. Die Träger des Dämmerungssehens bedingen nur einsinnige Abstufung der Empfindung, gestatten also keine Unterscheidung von Farben, sondern nur von Hell und Dunkel. Sie können als total farbenblind bezeichnet werden.

2. Die Träger des Tagessehens zeichnen sich durch eine relativ höhere Empfindlichkeit gegen langwellige Lichter aus, während im Vergleich dazu die Substrate des Dämmerungssehens eine Verschiebung der Wirkungen zugunsten der kurzwelligen Lichter zeigen.

3. Die Gebilde des Dämmerungssehens sind durch eine besonders weitgehende Veränderlichkeit ihres Anpassungszustandes ausgezeichnet. Sie sind es, die beim Aufenthalt in sehr schwachem Licht an Empfindlichkeit mehr und mehr gewinnen und daher die Hauptträger der „Dunkelanpassung“ sind.

II. Anatomische Deutung der Theorie. Zapfen und Stäbchen. Sonderstellung des Netzhautzentrums. Sehpurpur.

Die Anschauung von einer zweifachen Bildung und einer doppelten Funktion des Sehorgans ist bisher ausschließlich auf die Eigenart der funktionellen Verhältnisse gestützt worden. Auch lege ich Wert darauf, festzustellen, daß der entscheidende Anstoß für jene Annahme durch die *funktionellen* Verhältnisse gegeben worden ist, und daß diese für sich allein genügen, um sie in hohem Grade wahrscheinlich zu machen. Für ihre Begründung war es aber von der größten Bedeutung, daß die anatomische Untersuchung seit langem die beiden Formen des Sehepithels, die *Zapfen* und *Stäbchen*, kennen gelehrt hatte. Dem Eindruck, daß physiologische und anatomische Tatsachen hier in einer beachtenswerten Weise zusammenstimmen, wird sich kein unbefangener Beobachter entziehen können. So ist denn auch die Duplizitätstheorie sogleich in der spezielleren Form erwogen worden, daß die Zapfen als die Träger des Tagessehens, die Stäbchen als diejenigen des Dämmerungssehens in Anspruch genommen wurden. Ich habe aber von Anfang an und wiederholt betont, daß in der *Annahme zweier unabhängiger Funktionsweisen die Hauptsache* erblickt werden muß, und daß die Verteilung der beiden Funktionen an die beiden Formen des Sehepithels allerdings der einfachste und nächstliegende Gedanke ist, andere Möglichkeiten aber, die dem nicht oder doch nicht genau entsprechen, doch auch in Betracht zu ziehen sind¹. Hierauf soll unten noch kurz zurückgekommen werden.

Wird die Duplizitätstheorie in diesem anatomischen Sinne gedeutet, so rücken damit sogleich noch weitere Tatsachen in den Kreis der Betrachtung, vor allem die, daß, wie bekannt, die Stelle des deutlichsten Sehens nur Zapfen führt und der Stäbchen ermangelt. Es ist nun im höchsten Grade bemerkenswert, daß in funktioneller Hinsicht ganz gleichermaßen ein kleiner zentraler Bezirk eine Sonderstellung erkennen läßt. Das ist zunächst insofern der Fall, als die hohe Empfindlichkeit gegenüber schwachen Lichtern, die das Sehorgan in seiner

¹ v. KRIES: Gesichtsempfindungen. Nagels Handb. d. Physiol. 3, 85.

Gesamtheit bei längerer Dunkelanpassung erreicht, einem kleinen zentralen Bezirk abgeht. Dies kommt in der bekannten Erscheinung zum Ausdruck, daß im schwach erhellten Raum kleine weiße Gegenstände, die mit etwas abgewandtem Blick sehr deutlich sichtbar sind, verschwinden, sobald man ihnen den Blick zuwendet. Die Stelle des deutlichsten Sehens ist *hemeralopisch*, das normale Sehorgan zeigt unter diesen Bedingungen die Erscheinungen eines kleinen zentralen *Skotoms*¹.

Von noch größerer Bedeutung ist die Frage, ob es einen zentralen Bezirk gibt, in dem auch jene auf eine Duplizität der Bildung hinweisende Veränderlichkeit der Funktion fehlt, bejahendenfalls, wie groß dieser Bezirk ist, und schließlich, ob seine Ausdehnung mit derjenigen übereinstimmt, in der auf Grund der anatomischen Befunde ein Fehlen der Stäbchen anzunehmen ist. Für die Prüfung der ersten Fragen sind die Untersuchungen an Deuteranopen ganz vorzugsweise geeignet, da hier der Unterschied zwischen Tages- und Dämmerungssehen ohne Einmischung von Farbenunterschieden (als „isochromatisches“ P.-Ph.) in sehr hohem Betrage beobachtet werden kann. Es mußten also zwei aneinanderstoßende Felder, das eine mit rotem, das andere mit gelbgrünem Licht erleuchtet und die Intensitäten so abgeglichen werden, daß die beiden Lichter tagesgleich waren. Dabei übertraf dann der Dämmerungswert des kurzwelligen Lichtes den des andern um ein Vielfaches. Bei herabgesetzter Lichtstärke und maximaler Dunkelanpassung erschien dann das gelbgrüne Feld ungemein viel heller, wenn die betreffenden Lichter in Feldern von einigen Graden Ausdehnung zur Betrachtung dargeboten wurden. Es war nun zu prüfen, ob bei kleinen Feldern und direkter Fixation der Mitte die tagesgleichen Felder trotz Abschwächung und Dunkeladaption vollkommen gleich erscheinen. Das Ergebnis dieser vielfach und mit großer Sorgfalt angestellten Beobachtungen² war, daß dies sich in der Tat so verhält. Auf kleinen direkt fixierten Feldern war auch bei Abschwächung und höchstgradiger Dunkelanpassung von einer Ungleichheit der tagesgleichen Lichter, also von einem isochromatischen P.-Ph. keine Spur zu sehen. Wohl aber sahen die Beobachter, daß schon bei minimalen Blickschwankungen das grüngelbe Feld sich durch das Auftreten eines weißlichen Schimmers von dem andern unterschied und bei etwas stärkerer Blickwendung förmlich aufleuchtete. Auch die Ausdehnung des einheitlich funktionierenden Bezirks konnte bei diesen Beobachtungen mit großer Genauigkeit bestimmt werden. NAGEL fand eine horizontale Erstreckung desselben von rechts 107, links 88 Bogenminuten, während in vertikaler Richtung rechts 81 Minuten gefunden wurden.

Auch für die sonstigen in Betracht kommenden Erscheinungen ist damals geprüft worden, wie sie sich auf kleinen, direkt fixierten Feldern verhalten. Es hat sich dabei gefunden, daß von dem P.-Ph. im älteren Sinne (dem heterochromen) nichts zu bemerken ist, sobald die Felder weniger als 1,5° Durchmesser haben. Besonders beachtenswert sind die Erscheinungen, die man beobachtet, wenn man blaue Gegenstände mit dunkeladaptiertem Auge betrachtet und die

¹ Gegenstände direkt zu fixieren, wenn sie dabei nicht, wie gewöhnlich, besser, sondern schlechter gesehen werden oder gar ganz verschwinden, ist nicht ganz leicht und wird nur durch einige Übung erlernt. Wir werden unten noch sehen, daß für gewisse Beobachtungen die Befähigung, auch unter solchen Ausnahmbedingungen genau zu fixieren, von großem Nutzen ist. Demjenigen, der sich für diese Beobachtungen interessiert, sei der Sternhimmel als ein Objekt empfohlen, an dem man diese Übung besonders gut erwerben kann. Nur die hellsten Sterne bleiben bei direkter Fixation sichtbar, während die überwiegende Mehrzahl unsichtbar wird, wenn man ihnen den Blick direkt zuwendet, eine Tatsache, die den Astronomen wohl bekannt ist.

² v. KRIES u. NAGEL: Z. Psychol. 23, 161.

Lichtstärke von geringsten unterschwelligsten Werten allmählich steigert. Macht man den Versuch mit größeren Objekten, die eine Feldausdehnung von mehreren Graden besitzen, so werden die Gegenstände zunächst farblos wahrgenommen, und erst bei beträchtlich vermehrter Lichtstärke wird die blaue Farbe erkennbar. Wenn man dagegen kleine benutzt und diese direkt fixiert, so ist dieses sog. „farbloze Intervall“ nicht zu beobachten; die Lichter treten sogleich in tieffarbiger Erscheinung über die Schwelle. Zu messenden Bestimmungen über die Ausdehnung des des Dämmerungssehens ermangelnden Bereiches habe ich diese Beobachtungen nicht herangezogen, weil es mir zweifelhaft scheint, ob sie in bezug auf Sicherheit und Schärfe an die erwähnten Beobachtungen der Dichromaten heranreichen.

Die wichtigsten Ergebnisse über die funktionelle Sonderstellung des Netzhautzentrums sind in neuerer Zeit von KOHLRAUSCH und seinen Mitarbeitern¹ in sehr befriedigender Weise bestätigt worden. Sie finden, daß auf Feldern von einem Grad Ausdehnung von dem P.-Ph. noch nicht die geringste Spur zu entdecken ist, daß es aber in die Erscheinung tritt, wenn die Ausdehnung 2° überschreitet. Noch vollständiger und genauer stimmen die der jüngsten Zeit angehörigen Befunde von DIETER mit den von NAGEL und mir erhaltenen Ergebnissen überein².

DIETER fand an sich selbst, daß der des P.-Ph. (im älteren Sinne, also des heterochromen) völlig ermangelnde Bezirk einen Durchmesser von rechts 1,4, links 1,56° (0,36 bzw. 0,41 mm auf der Netzhaut) besaß. Mit besonderer Befriedigung möchte ich es begrüßen, daß zum erstenmal seit den Beobachtungen von NAGEL und mir die Untersuchungen mit Heranziehung von *Dichromaten* und mit Benutzung des *isochromen* P.-Ph. ausgeführt worden sind. DIETER konnte die Beobachtung durch 3 Dichromaten (1 Protanopen und 2 Deutanopen) ausführen lassen und erhielt für den Bezirk, in dem das P.-Ph. vollständig fehlt, Ausdehnungen von 1,4—1,5° (0,36—0,39 mm auf der Netzhaut) in bester Übereinstimmung mit den Befunden NAGELS.

Auf die Methodik der älteren wie der neueren Beobachtungen und die Vermeidung aller möglichen Fehlerquellen einzugehen, würde hier zu weit führen. Der Leser, der sich dafür interessiert, möge die älteren und die neueren Arbeiten einsehen und vergleichen. Er wird, wie ich glaube, von der methodischen Sorgfalt, mit der die einen wie die anderen ausgeführt sind, einen überzeugenden Eindruck bekommen und die Genauigkeit, mit der die Ergebnisse übereinstimmen, sehr bemerkenswert finden.

Die anatomische Seite der Frage ist durch Untersuchungen, die der neuesten Zeit angehören in erfreulicher Weise gefördert worden. Vor diesen lagen Angaben über die Ausdehnung des stäbchenfreien Bezirkes nur von KOSTER³ vor. Da diese sich nur auf 4 Fälle stützten (3 Kinder von 2 und 2,5 Monaten und eine erwachsene Person), letztere überdies mit nicht normalem, sondern mit durch Glaukom erblindetem Auge, da ferner die erhaltenen Werte stark auseinandergingen (sie bewegten sich zwischen 0,44 und 0,90 mm), so waren sie nicht geeignet, in bezug auf die hier interessierende Frage ein sicheres Urteil zu ergeben. In der vorhin erwähnten Arbeit⁴ berichtet DIETER über Untersuchungen, die von Prof. WOLFRUM in Leipzig bzw. unter dessen Leitung ausgeführt worden sind. Auf Grund der Untersuchung von 60 Fällen wird hier die Größe des stäbchenfreien Bereiches auf 0,44 mm angegeben.

Daß es einen zentralen Bezirk gibt, in dem das P.-Ph. fehlt, ist, wie bekannt, bis in die neueste Zeit von andern Seiten bestritten worden. Wie ich glaube, lassen sich diese Angaben

¹ ABELS-DORF, DIETER u. KOHLRAUSCH: Pflügers Arch. **196**, 121 (1922).

² DIETER: Graefes Arch. **113**, 139 (1924).

³ KOSTER: Graefes Arch. **21**, 4, 1.

⁴ DIETER: Graefes Arch. **113**, 139 (1924).

mit Sicherheit auf zwei Fehlerquellen zurückführen. Ohne Zweifel sind einige Beobachter durch nicht genügend strenge Fixation getäuscht worden, so z. B. E. FRICK, der ursprünglich die Abblassung des Blau auch für zentrale Beobachtung gesehen zu haben glaubte, dann aber sich von der Irrtümlichkeit dieser Angabe überzeugt und dies in sehr loyaler Weise berichtet hat. Daß das nämliche auch für die Beobachtungen von KOSTER gilt, wird man schon daraus schließen dürfen, daß dieser die Bedingung strenger Fixation überhaupt gar nicht erwähnt. Er führt nur an (zitiert auf S. 689), daß das P.-Ph. auf kleinen Feldern ebenso schön zu sehen sei wie auf großen. Daß dies der Fall ist, bestreitet niemand, aber es gilt eben nur, wenn die Felder nicht genau fixiert werden. Dagegen beruht der Widerspruch, den HERING¹ gegen NAGELS und meine Angabe erhoben hat, lediglich darauf, daß HERING es unterlassen hat, die Ausdehnung des Beobachtungsfeldes genügend zu vermindern. Wenn er findet, daß das P.-Ph. auf Feldern von etwas über 2° Durchmesser (Durchmesser des Netzhautbildes 0,6 mm) mit Sicherheit wahrzunehmen ist, so lehrt das gar nichts anderes, als was auch wir gefunden haben, wie das auch schon KOHLRATSCH und neuerdings DIETER hervorgehoben haben. Wenn aber HERING daraus die Folgerung zieht, daß das P.-Ph. mit Sicherheit auch im stäbchenfreien Bezirk zu beobachten sei, indem er die Ausdehnung dieses letzteren, gestützt auf die Beobachtungen von KOSTER, mit 0,8 mm in Rechnung bringt, so war das schon damals im Hinblick auf das, was die KOSTERSchen Beobachtungen tatsächlich enthalten, ungerechtfertigt. Gegenwärtig erscheint es auf Grund der neueren Messungen durchaus unangängig. Daß HERING Beobachtungen mit geringeren Feldausdehnungen nicht angestellt hat, kann nur als eine ebenso bedauerliche wie rätselhafte Unterlassung bezeichnet werden. Auch DIETER weist mit Recht darauf hin, daß die Angelegenheit jetzt im wesentlichen als geklärt gelten kann. Es ist aber wohl nicht zutreffend formuliert, wenn er sagt, es habe sich die zwischen NAGEL und mir einerseits, HERING und HESS andererseits bestehende Meinungsdivergenz „als eine nur scheinbare herausgestellt“. Wenn die Existenz eines ganz einheitlich funktionierenden (des P.-Ph. ermangelnden) Netzhautbezirks von der einen Seite behauptet, von der andern bestritten wurde, so liegt hier doch eine sehr greifbare und positive Meinungsdivergenz vor. Überdies haben auch HERING und HESS unzählige Male unsere Ergebnisse ganz direkt als unrichtig hingestellt und auf eine Reihe von Fehlerquellen zurückzuführen versucht. Was man mit Recht als beachtenswert hervorheben kann, und was wohl auch DIETER eigentlich im Auge hat, ist vielmehr das, daß in bezug auf die *eigentlichen Beobachtungstatsachen* kein Widerspruch besteht. Was insbesondere von HERING hier beobachtet worden ist, das stimmt mit unsern Befunden vollkommen überein. Der Widerspruch beruht nur darauf, daß HERING Beobachtungen, die geeignet sind, die strittige Frage zu entscheiden, gar nicht angestellt und daß er aus seinen Beobachtungen Schlüsse gezogen hat, die sich aus ihnen keineswegs mit Sicherheit ergeben. In neuester Zeit hat VOGELSANG² über Versuche berichtet, die nach seiner Auffassung das Auftreten des P.-Ph. auf zentralen Feldern von 1° senkrechtem und 0,4° horizontalem Durchmesser ergeben. Von dem Verfahren der früheren Untersucher unterscheidet sich das von VOGELSANG benutzte in einer ganzen Anzahl von Punkten. Von diesen erscheint mir als der wichtigste der, daß die zu vergleichenden Lichter nicht für eine Dauerbetrachtung, sondern in *sehr kurzer Exposition* (0,16 Sek.) dargetan wurden. Für den Helligkeitseindruck, den so kurzdauernde Lichter erzeugen, kommt es jedenfalls auf den zeitlichen Verlauf an, in dem die physiologischen Vorgänge entstehen und ansteigen. Daß in dieser Hinsicht für verschiedene Lichter wichtige Unterschiede bestehen, geht unter anderem schon daraus hervor, daß die zwei Lichter, wenn sie *minimalfeldgleich* sind, nicht genau *stereogleich* gefunden werden³. Ohne Zweifel kann es also vorkommen, daß zwei Lichter für Dauerbetrachtung gleich hell, bei sehr kurzer Exposition aber ungleich hell erscheinen und umgekehrt. Auch daß diese Verhältnisse sich im Verlaufe längerer Verdunklung ändern, ist gewiß nicht ausgeschlossen. Jedenfalls wäre wohl zu wünschen, daß auch VOGELSANG prüfte, ob er bei der Ausschaltung dieser Komplikation und Verwendung der älteren Methoden ebenso wie die obengenannten Untersucher das Sehen des P.-Ph. in kleinem zentralen Bezirk bestätigen kann oder ob er auch hier Abweichungen findet. Andererseits ist auch zu wünschen, daß die zeitlichen Verhältnisse der Entstehung und des Anstiegs der optischen Vorgänge bei sicherer Beschränkung auf reines Tagessehen geprüft würden. Gerade für die Autoren, die sich von dem zentralen Fehlen des P.-Ph. überzeugt haben, liegt eine Ausdehnung der Untersuchungen nach dieser Richtung besonders nahe. Auch steht ja neuerdings in dem Stereoverfahren ein besonders feines und wahrscheinlich ausgiebiges Verfahren hierzu zur Verfügung. Vor einer Ergänzung des Tatsachenmaterials in diesen Richtungen wäre es verfrüht, Erwägungen daraus anzustellen, wie etwa diese oder jene Erscheinungen zu deuten sein würden, falls sie zur Beobachtung kommen. —

¹ HERING: Graefes Arch. **90**, 1 (1915).

² VOGELSANG, KURD: Über das formale Purkinjesche Phänomen. Pflügers Arch. **207**, 117 (1925).

³ ENGELKING u. POOS: Graefes Arch. **114**, 340 (1924).

Nur einer ganz allgemeinen Bemerkung mag hier noch Raum gegeben werden. Wenn in einem zentralen Bezirk die ganze Gruppe von Verschiebungen der Funktion, die wir als P.-Ph. zusammenfassen, vollständig fehlt, somit eine bestimmte Sehweise völlig unveränderlich und isoliert gegeben ist, dient das offenbar der Duplizitätstheorie in sehr beachtenswerter Weise zur Stütze. Aber es wäre meines Erachtens sehr verkehrt, diesen Zusammenhang im umgekehrten Sinne ebenso geltend zu machen. Sollten wirklich Andeutungen des P.-Ph. oder Erscheinungen, die ihm ähnlich sind, auch im zentralen stäbchenfreien Bezirk unter Umständen wahrnehmbar sein, so dürften wir sicherlich darin nicht ohne weiteres einen Beweis für die Unstimmigkeit jener Theorie erblicken dürfen. Welches Recht haben wir denn, zu erwarten oder zu fordern, daß für die Substrate des Tagessehens die Helligkeitsverhältnisse absolut unveränderlich sind und daß insbesondere durch ihre Adaptation, die ja, wenn auch nicht in sehr hohen doch in gewissem Betrage zweifellos besteht, die Helligkeitsverhältnisse gar nicht beeinflusst werden können? Wir dürfen wohl mit einigem Recht daran erinnern, daß die gesetzmäßigen, quantitativen Beziehungen, denen wir in der Physiologie begegnen, fast niemals mit mathematischer Präzision und unbegrenzt gelten, daß vielmehr in der Regel, namentlich bei der Erstreckung auf sehr weite Bereiche, Abweichungen zur Erscheinung kommen. Auch sollten wir uns in der Deutung der Tatsachen nicht durch die gern gehörte Behauptung irreführen lassen, es bestehe zwischen Zentrum und Peripherie „kein qualitativer, sondern nur ein quantitativer Unterschied“. Begegnen wir doch auf Schritt und Tritt der Tatsache, daß quantitative Abstufungen eines Erfolges mit qualitativen Unterschieden der ihn bedingenden Einrichtungen zusammenhängen. Die Frage, wie wir den funktionellen Unterschied zwischen Zentrum und exzentrischen Teilen der Netzhaut zu deuten haben, kann also gewiß nicht auf solche allgemein begriffliche Formulierungen gestützt werden, sondern muß die ganze Fülle spezieller Tatsachen heranziehen, die in dieser Hinsicht bekannt sind. Daß diese Tatsachen uns zur Zeit schon in erschöpfender Vollständigkeit bekannt sind, wäre ich der letzte zu behaupten. Was wir aber zur Zeit wissen, scheint mir doch in der Annahme der Doppelfunktion und des zentralen Fehlens der Stäbchen die nächstliegende und eine in überraschender Weise einleuchtende Erklärung zu finden. Vorderhand scheint mir denn auch die Stütze, die die Duplizitätstheorie in der funktionellen Sonderstellung des Netzhautzentrums findet, durch die Beobachtungen VOGELSANGS keineswegs erschüttert oder entwertet.

Die Annahme, daß die Stäbchen die Träger des Dämmerungssehens darstellen, findet eine bemerkenswerte Bestätigung in einer weiteren Reihe von Tatsachen. Es handelt sich hier um den der Netzhaut eigenen lichtempfindlichen Körper, den *Sehpurpur*.

Die Entdeckung BOLLS und die grundlegenden Beobachtungen von KÜHNE haben in dem wechselnden Gehalt an Sehpurpur einen objektiv wahrnehmbaren Unterschied des Hell- und des Dunkelauges kennen gelehrt. Es lag daher nahe, in eben dieser Veränderung die Grundlage der wechselnden Adaptationszustände zu erblicken. Da der Sehpurpur sich nur in den Stäbchen findet, so steht das im besten Einklange damit, wenn wir gerade diesen eine außerordentlich weitgehende Adaptationsfähigkeit zuschreiben. Weiter kommt dabei in Betracht, daß die zeitlichen Verhältnisse der Erneuerung des Sehpurpurs mit denen der Adaptation annähernd übereinstimmen. Nach KÜHNE bedarf ein Säugerauge, wenn es vollständig ausgebleicht ist, eines Dunkelaufenthaltes von etwa $\frac{1}{2}$ Stunde, um wieder seinen Höchstgehalt an Sehpurpur zu gewinnen. Etwa die gleiche Zeitspanne ist, wie die physiologischen Untersuchungen am Menschen lehren, auch notwendig, um aus dem Zustande starker Hellanpassung in die maximale Dunkelanpassung überzugehen. Da beide Zeitwerte nur in ziemlich grober Annäherung bestimmt werden können, so ist natürlich auf diese Übereinstimmung kein gar zu großes Gewicht zu legen. Immerhin ist es beachtenswert, daß es sich in beiden Fällen um Vorgänge von einem wenigstens der Größenordnung nach übereinstimmendem Verlauf handelt. — Weit wichtiger ist, daß die Wirkung des Lichtes auf den Sehpurpur, wie das schon die ersten Beobachtungen BOLLS lehrten, von der Lichtart in einer Weise abhängen, die den Verhältnissen der Dämmerungswerte jedenfalls ähnlich ist. Namentlich ist in beiden Fällen die geringe Wirkung langwelligen Lichts sehr auffällig. Die messenden Untersuchungen, die in meinem Institut von TRENDLENBURG ausgeführt wurden,

haben ergeben, daß zwischen der an der Ausbleichung zu konstatierenden Wirkung auf den Sehpurpur und den Dämmerungswerten eine mindestens sehr annähernde Übereinstimmung stattfindet: die *Dämmerungswerte* verschiedener Lichter und die *Bleichungswerte* stellen sich als die gleiche Funktion der Wellenlänge dar; oder (etwas anders ausgedrückt) *Lichter, die hinsichtlich ihrer chemischen Wirkung auf den Sehpurpur übereinstimmen, sind auch von gleichem Dämmerungswert*¹.

III. Isolierung des Dämmerungssehens. Angeborene totale Farbenblindheit. Hemeralopie. Tatsachen der vergleichenden Anatomie.

Die weitgehende Veränderung der Sehweise, die wir als den Übergang vom Tages- zum Dämmerungssehen bezeichneten, und von der als der grundlegenden Tatsache ausgegangen wurde, gestattet in erster Linie die Deutung, daß das Sehorgan zu zwei Funktionsweisen befähigt ist, deren jede sich wenigstens annähernd gleichartig verhält, die sich aber in wechselnden Verhältnissen miteinander kombinieren können. Bei einer ganz allgemeinen Betrachtung muß allerdings, wie oben bereits angedeutet, an die Möglichkeit gedacht werden, daß ein einheitliches Gebilde aus irgendwelchen zunächst noch nicht angebbaren Gründen seine Funktionsweise in weitgehender Weise ändert. Zugunsten der ersteren Annahme sprach schon die Möglichkeit, sie mit den anatomischen Tatsachen in Verbindung zu bringen, die Zapfen und Stäbchen als Träger des Tages- bzw. des Dämmerungssehens zu betrachten. Aber auch wenn wir von dieser anatomischen Deutung ganz absehen, ist es offenbar von großem Interesse, daß in einem gewissen Netzhautbezirk jene Veränderlichkeit der Funktion ganz fehlt, die Art des Sehens vielmehr eine streng einheitliche und gleichartige ist. Hier kann die eine der angenommenen beiden Sehweisen tatsächlich in *strenger Isolierung* aufgewiesen werden. Nicht minder beachtenswert ist es, daß wir auch Bedingungen kennen, unter denen die *andere* Art des Sehens, das *Dämmerungssehen*, in ebenso strenger Isolierung und als eine wenigstens mit größter Annäherung unveränderliche gegeben ist. Etwas derartiges finden wir allerdings nicht beim normalen Sehorgan; wohl aber ist es bei einer ganz bestimmten Anomalie der *angeborenen totalen Farbenblindheit* der Fall.

Für die mit dieser Anomalie behafteten Personen existieren, wie das durch den Namen ja schon festgelegt ist, keine qualitativen Unterschiede von Lichtern oder Lichtgemischen; jedes beliebige Licht kann zu genauem Gleichaussehen mit jedem andern gebracht werden, wenn die Intensitäten in passender Weise reguliert werden. Abgesehen hiervon zeigt das Sehorgan dieser Personen noch einige andere Besonderheiten, die sich mit bemerkenswerter Regelmäßigkeit vereinigt finden: die Sehschärfe ist beträchtlich (auf Werte von etwa $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{10}$) herabgesetzt, die zeitliche Unterscheidungsfähigkeit ist gleichfalls vermindert; fast immer besteht ein stärkerer oder schwächerer Nystagnus und eine gewisse Lichtscheu.

Die Übereinstimmung des total farbenblinden Sehorgans mit dem Dämmerungsbestandteil des normalen besteht nun vor allem darin, daß, wie dies von HERING² gefunden wurde, die Verteilung der Reizwerte für den total Farbenblinden mit größter Annäherung die nämliche ist, wie die der Dämmerungswerte

¹ TRENDLENBURG, W.: Quantitative Untersuchungen über die Bleichung des Sehpurpurs in monochromatischem Licht. Z. Psychol. **37**, 1 (1904).

² HERING, E.: Pflügers Arch. **49**, 563. Die wichtige Tatsache ist dann später wiederholt, namentlich auch von NAGEL und mir bestätigt worden. Z. Psychol. **13**.

für das normale Auge. Stellt man zwei beliebige Lichter in solchen Stärken her, daß sie dem total Farbenblinden gleich erscheinen, so haben sie für das normale Auge gleiche Dämmerungswerte. Wenn wir in der bekannten und geläufigen Weise die Verteilung der einen und der anderen Reizwerte im Spektrum durch Kurven veranschaulichen, so erhalten wir in beiden Fällen genau die gleiche Kurve. Das Sehen des total Farbenblinden stimmt also mit dem normalen Dämmerungssehen hinsichtlich der Verteilung der Reizwerte überein.

Als besonders beachtenswert sei hier hervorgehoben, daß diese Verteilung der Reizwerte für den total Farbenblinden sich mit den *absoluten Lichtstärken und dem Adaptationszustande nicht, jedenfalls nicht in nennenswertem Maße, ändert*. Das Sehorgan des total Farbenblinden funktioniert also in diesem Sinne einheitlich; zwei beliebige Lichter, die bei geringer absoluter Stärke und dunkeladaptiertem Auge gleich erscheinen, bleiben gleich, auch wenn die Intensität beider proportional vermehrt und das Auge für Hell adaptiert wird. Ganz ebenso wie das Tagessehen in der Fovea, so ist also hier das Dämmerungssehen rein und ohne eine nennenswerte Veränderlichkeit gegeben.

Die Übereinstimmung zwischen dem Sehen des total Farbenblinden und dem Dämmerungssehen besteht aber noch in weiteren Hinsichten. Der total Farbenblinde bleibt an zeitlicher und namentlich auch an räumlicher Unterscheidungsfähigkeit hinter dem Normalen sehr zurück. Paralleluntersuchungen haben gezeigt, daß das normale und das total farbenblinde Sehorgan sich mit größter Annäherung übereinstimmend verhalten, solange sie unter Bedingungen geprüft werden, die auch das normale Organ auf die Funktion der Dämmerungsorgane beschränken, d. h. solange bei Lichtstärken beobachtet wird, die unterhalb der Zapfenschwelle bleiben. So gelangen wir denn zu der Annahme, daß den total Farbenblinden der Bestandteil des normalen Sehorgans, der dem Tagessehen dient, gänzlich abgeht und sie auf den dem Dämmerungssehen dienenden beschränkt sind. Sie sind „*Stäbchenseher*“ oder, wie neuerdings vielfach statt dessen gesagt wird, „*zapfenblind*“.

Die Erscheinungen der totalen Farbenblindheit bestätigen offenbar die Duplizitätstheorie in sehr beachtenswerter Weise, indem sie die andere der von dieser angenommenen Sehweisen in strenger Isolierung darbieten. Andererseits ergibt sich auf diese Weise auch für die Nebenerscheinungen der totalen Farbenblindheit eine befriedigende Erklärung. Auch der dem total Farbenblinden eigene Nystagmus ist auf dieser Grundlage einigermaßen verständlich. Denn die Gewohnheit zu fixieren entwickelt sich ja sicherlich gerade dadurch, daß eine kleine Stelle der Netzhaut allen übrigen Teilen an räumlicher Unterscheidung weit überlegen ist, und daß daher das Bild des Gegenstandes, dem wir unsere Aufmerksamkeit zuwenden, gerade auf diese eingestellt wird. Dazu mag aber wohl noch kommen, daß bei der großen Rolle, die die örtliche Anpassung beim Dämmerungsapparat spielt, hier eine Fixierung des Blickes selbst für kurze Zeit schon dem Erkennen hinderlich wird.

Es sind denn auch nur wenige Punkte, die hier noch einer etwas genaueren Besprechung bedürfen. Der eine betrifft das *zentrale Skotom*. Denken wir uns in einem normalen Sehorgan die Zapfen vernichtet oder außer Funktion gesetzt, so wird, entsprechend der bekannten örtlichen Anordnung der Stäbchen, an dem zentralen, der Stäbchen ermangelnden Bezirk ein blinder Fleck, ein Skotom bestehen müssen, ähnlich wie wir es beim Dämmerungssehen ja tatsächlich beobachten können, aber unter allen Umständen, auch bei hohen Lichtstärken. Dies ist nun in der Tat in einer Anzahl von Fällen festgestellt worden, in anderen dagegen nicht. Es wäre, wie das seinerzeit schon GRUNERT betont hat¹, wohl sehr verkehrt, diesem Punkt eine entscheidende Bedeutung beizumessen. Zunächst ist zu beachten, daß selbst wenn ein Skotom vorhanden ist, seine Nachweisung bei der geringen Ausdehnung und vor

¹ GRUNERT: Graefes Arch. 56 I, 132 (1903).

allein bei dem Mangel einer sicheren Fixation zweifellos sehr großen Schwierigkeiten begegnet. Sodann versteht sich ja, daß sich aus der Annahme einer Zapfenblindheit die Forderung eines zentralen Skotoms doch nur dann ergibt, wenn wir mit ihr die weitere verbinden, daß die räumliche Verteilung der Stäbchen genau die nämliche wie im normalen Auge ist. Von Anfang an habe ich betont, daß dies freilich die Vorstellung ist, die man als einfachste zunächst in Betracht ziehen kann, daß aber daneben auch durchaus an andere Möglichkeiten zu denken ist. Wenn, was gewiß sehr möglich ist, die Anomalie nicht auf einer *Erkrankung* beruht, die eintritt, nachdem das Sehorgan vollständig in seiner gewöhnlichen Form ausgebildet ist, sondern auf einer *Entwicklungsanomalie*, so erscheint es ja sehr denkbar, daß auch im Netzhautzentrum Neuroepithelien mit der den Stäbchen eigenen Funktionsweise vorhanden sind.

Die seltene Gelegenheit, die Netzhaut eines total Farbenblinden histologisch zu untersuchen, hat LARSEN gehabt, der darüber in den Verhandlungen der Ophthalm. Ges. (Wien, 4. August 1921) berichtet hat. Er fand, daß die Zapfen im Netzhautzentrum und seiner näheren Umgebung deutliche Abweichungen von der Norm erkennen ließen, während solche Abweichungen in den weiter peripher gelegenen Teilen fehlten. Meines Erachtens kann man hierin nur eine, wenn nicht zwingende, doch sicher beachtenswerte Bestätigung unserer Annahmen finden; denn die vermutete Schädigung des Zapfenapparates kommt hier ja sichtbar zur Erscheinung. Daß sie nur in den zentralen Teilen bemerkbar ist, kann nicht befremden und ist gewiß nicht von entscheidender Bedeutung. Das Sehepithel bildet ja nur das Anfangsglied eines viele Teile umfassenden Apparates; daß die Störungen des farben-tüchtigen Bestandteils sich in sichtbaren Veränderungen der ihm zugehörigen Art des Seh-epithels, der Zapfen, ausdrücken müßten, ist also überhaupt nichts weniger als selbstver-ständlich. Überdies gehört es zu den fundamentalen Annahmen der Duplizitätstheorie, daß die Zapfen zwar teilweise, aber nicht durchgängig farbertüchtig sind. Auf die Durch-einandermischung von Zapfen und Stäbchen, die beide total farbenblind, in ihrem Erregbar-keitsverhältnis aber verschieden sind, haben wir ja den für die total farbenblinde Netzhaut-peripherie zu bemerkenden gewaltigen Wechsel der Funktionsweise zurückgeführt. Eine besondere Prüfung der Helligkeitsverhältnisse verschiedener Lichter für die stark exzentrischen Teile des Gesichtsfeldes, die, wie man nun hinterher sagen kann, in diesem Falle von einigem Interesse gewesen wäre, hat wohl sicher nicht stattgefunden. Eine abschließende Beurteilung des LARSENSchen Befundes ist also aus verschiedenen Gründen nicht möglich. Im ganzen aber scheint er mir gewiß eher für als gegen eine Deutung der totalen Farbenblindheit im Sinne der Duplizitätstheorie zu sprechen.

Der andere hier noch zu berührende Punkt ist die den total Farbenblinden regelmäßige eigene *Lichtscheu*, genauer gesagt die Tatsache, daß sie in sehr hellem Licht weniger gut sehen als bei etwas herabgesetzter Beleuchtung und daher das erstere möglichst vermeiden; sie geben meist an, daß bei sehr hellem Licht ihnen „alles verschwimme“. Von vornherein habe ich die Ansicht vertreten, daß auch diese Tatsache zu der Annahme einer alleinigen Funktion des Dämmerungsapparates gut stimme, und ich muß gestehen, daß es mir nicht unangänglich erscheinen würde, sich ohne jeden Versuch einer spezielleren Deutung damit zu begnügen, daß ein normalerweise für das Sehen in schwachem Licht bestimmter Apparat voraussichtlich beim Sehen in sehr starker Beleuchtung irgendwie mangelhaft funktionieren werde. Da indessen die Frage, wie man sich das im einzelnen vorzustellen habe, von ver-schiedenen Seiten aufgeworfen und erörtert worden ist, so soll ihr auch hier in gewissem Um-fange nachgegangen werden. Will man für das relative Versagen der Stäbchen (des D.-Appa-rates) im hellen Licht eine bestimmte Erklärung suchen, so bieten sich mancherlei Vorstel-lungen. In meiner Bearbeitung der Gesichtsempfindungen im NAGELSchen Handbuch habe ich darüber folgendes gesagt (S. 189):

„Man darf wohl vermuten, daß hier die größere Trägheit der Dämmerungsorgane (die sich auch in ihrer geringeren zeitlichen Unterscheidungsfähigkeit kundgibt) eine Rolle spielt; vielleicht wird auch daran zu denken sein, daß bei dauernder Fixation in der später zu be-sprechenden (von HERING als lokale Adaptation bezeichneten) Weise die Gegenstände ver-schwimmen, eine Erscheinung, die wohl bei der großen Adaptationsfähigkeit der Dämmerungs-organe eine größere Rolle als beim normalen Tagessehen spielen könnte.“

Daneben kann auch daran gedacht werden, daß vielleicht für den ganzen D.-Apparat der Stärke seiner Betätigung eine bestimmte Grenze gesteckt ist, und daß die Höchstwerte schon bei relativ niedrigen Belichtungen erreicht werden. Ist dies der Fall, so werden alle Gegenstände, deren Helligkeit über einem gewissen Betrage liegt, nur noch wenig oder gar nicht verschiedene Empfindungen hervorrufen, somit vieles unerkennbar werden, was bei geringerer Beleuchtung, also gleichmäßiger Herabsetzung aller Helligkeiten erkannt werden kann. — Sicherlich bieten sich hier noch so manche Möglichkeiten; es erscheint mir aber zur Zeit weder notwendig noch ratsam, ihnen des Genaueren nachzugehen, da wir uns hier noch auf unsicherem Boden bewegen.

Auf der anderen Seite glaube ich nicht, daß den positiven Bedenken, die gegen unsere Anschauung vorgebracht worden sind, große oder gar entscheidende Bedeutung beizumessen

ist. HERING und HESS haben geltend gemacht, daß, wenn bei alleiniger Funktion der Stäbchen hohe Beleuchtungen als belästigend empfunden werden, dies dann doch um so mehr der Fall sein müßte, wenn zu dieser noch die Leistung des anderen Bestandteils hinzukäme. Allein die Lichtscheu ist ja doch sicherlich nicht dadurch bedingt, daß zu große Helligkeiten empfunden werden, sondern dadurch, daß räumliche und zeitliche Unterscheidungsfähigkeit Not leiden, wie denn die total Farbenblinden stets angeben, daß ihnen im hellen Licht „Alles verschwimme“. Nehmen wir an, was ich jederzeit in erster Linie als wahrscheinlich betont habe, daß im normalen Sehorgan bei hellem Licht die Reizungserfolge der Stäbchen quantitativ hinter denjenigen der Zapfen sehr zurücktreten, so versteht sich, daß die relativ vollkommene Leistung der Tagesorgane durch die daneben bestehende der Stäbchen nur wenig beeinträchtigt werden kann.

Beachtenswerter ist der folgende Gedanke. Nehmen wir an, daß die Bildung des Sehpurpurs mit einer sich immer gleich bleibenden Lebhaftigkeit erfolgt, so wird zu erwarten sein, daß auch seine Zerstörung durch Licht bei hoher und bei niedriger Beleuchtung durchschnittlich in etwa gleichem Betrag erfolgt. Das Auge würde sich bei hoher Beleuchtung auf einen geringen, bei schwacher Beleuchtung auf einen höheren Gehalt an Sehpurpur einstellen; der wechselnde Gehalt an Sehpurpur und die wechselnden Stärken der Beleuchtung würden sich aber in der Weise kompensieren, daß in beiden Fällen ein annähernd gleicher durchschnittlicher Reizungsbetrag für die Stäbchen resultierte. Geht man hiervon aus, so kann es fraglich erscheinen, warum bei hohen Lichtstärken schlechter gesehen wird. — Hierzu muß aber bemerkt werden, daß diese Gleichheit doch auch nur für den *Durchschnitt* aller im Gesichtsfeld vorhandenen Helligkeitsgrade gilt, während tatsächlich im Gesichtsfeld Gegenstände von außerordentlich ungleicher Helligkeit vorhanden sind. Sind also die hohen Lichtstärken auch durch den Adaptationszustand bis zu einem gewissen Grade ausgeglichen, so werden doch stets beträchtliche Teile im Gesichtsfeld vorhanden sein, bei denen die Reizwerte relativ hoch eingestellt sind, hoch genug, um jene Erscheinungen hervorzurufen, auf denen das schlechte Sehen und das „Verschwimmen“ beruht.

Nach all dem bin ich der Meinung, daß vorderhand kein zwingender Anlaß vorliegt, über die einfachste Annahme hinauszugehen, die nämlich, daß die total Farbenblinden ein Sehorgan besitzen, das mit dem Dämmerungsbestandteil eines normalen Sehorgans, in seiner Funktionsweise, insbesondere hinsichtlich seiner Adaptation im wesentlichen übereinstimmt. Und ich möchte daran auch gegenüber dem von G. E. MÜLLER¹ dagegen erhobenen Einspruch festhalten. Nachdrücklich möchte ich jedoch betonen, daß wenn auch für weitergehende und andersartige Annahmen meines Erachtens kein zwingender Anlaß gegeben und kein Beweis erbracht ist, ich mich solchen gegenüber keineswegs direkt auf einen ablehnenden Standpunkt stellen will. Nimmt man z. B. an, was schon auf Grund von Zweckmäßigkeits-erwägungen wahrscheinlich ist, daß durch die Betätigung des Tagesbestandteils die Bildung des Sehpurpurs reflektorisch gehemmt wird, so ist es ein sehr naheliegender Gedanke, daß bei dem Zapfenblinden mit den Zapfen oder der Zapfenfunktion auch diese Hemmung fehlt, und daß demgemäß bei hellem Licht eine reichlichere Erzeugung von Sehpurpur besteht als in der Norm. Nur glaube ich, daß aus dem Sehen der total Farbenblinden für diese Annahme ein entscheidender Beweis nicht erbracht werden kann; und es scheint mir verfrüht, diesen Betrachtungen nachzugehen, bevor man, was weit wichtiger wäre, den Versuch gemacht hat, am Normalen das Bestehen eines solchen Zusammenhanges einwandfrei festzustellen.

Die Erscheinungen des fovealen Sehens einerseits, der totalen angeborenen Farbenblindheit andererseits ergänzen sich also in glücklicher Weise, indem hier die eine, dort die andere der beiden in der Duplizitätstheorie angenommenen Sehweisen in strenger Isolierung beobachtet werden kann. Von weniger entscheidender Bedeutung, aber immerhin für die Lehre von der Doppelfunktion der Netzhaut von Interesse, sind die Erscheinungen der *Hemeralopie* (Nachtblindheit), mit welchem Namen wir bekanntlich die herabgesetzte Fähigkeit zum Sehen in schwachem Licht bezeichnen. Schon darin, daß hierfür ein besonderer Name sich eingebürgert hat, kommt zum Ausdruck, daß diesem Symptom eine gewisse Selbständigkeit zukommt. Und es gibt Fälle, in denen die Nachtblindheit fast als einzige bemerkbare Störung des Sehorgans hervortritt, das Tagesssehen aber irgendeine erhebliche Beeinträchtigung nicht darbietet. Daß diese Tatsache allein genügt, die Duplizitätstheorie zu erweisen, wird niemand behaupten wollen. Aber man kann doch nicht bestreiten, daß sie zu ihr sehr gut paßt. Dem tut es keinen Eintrag, daß in vielen Fällen neben dem

¹ MÜLLER, G. E.: Z. Sinnesphysiol. 54, 14 (1922).

Dämmerungssehen auch das Tagessehen mehr oder weniger geschädigt ist; denn wir können nicht erwarten, daß es ausschließlich Augenerkrankungen gibt, die entweder den einen oder den andern Bestandteil des Sehorgans betreffen, vielmehr kann es nicht überraschen, daß auch solche vorkommen, die beide Teile in irgendeiner Kombination affizieren. Ebenso wenig kann es auffallen, wenn bei den mannigfaltigen Krankheitsformen, bei denen überhaupt von Hemeralopie gesprochen werden kann, die Stäbchenfunktion in wechselndem Grade geschädigt und nur selten, vielleicht niemals ganz ausgeschaltet ist. Wenn daher HESS gegen die Auffassung der Hemeralopie im Sinne der Duplizitätstheorie immer wieder auf Fälle hingewiesen hat, in denen mit der Schädigung des Dämmerungssehens auch das Tagessehen mehr oder weniger Not gelitten hat, und wenn er immer wieder betont, daß gewisse Erscheinungen, die wir als Funktion der Stäbchen auffassen, bei Hemeralopen nachweisbar sind, so ist das so gegenstandslos, daß ein genaueres Eingehen darauf sich erübrigt. Ich darf davon um so mehr absehen, als ich mich über diesen Gegenstand schon an anderer Stelle vor längerer Zeit ausgesprochen habe und keinen Anlaß sehe, dem dort Angeführten etwas hinzuzufügen¹.

Eine ganz neue Schädigung der Dämmerungsorgane bei völlig normalem Verhalten des Tagessehens scheint bei der neuerdings in Japan mehrfach beobachteten sog. *Oguchischen Krankheit* vorzuliegen².

Hier wird (S. 364) ausdrücklich erwähnt, daß sich das Tagessehen in jeder Hinsicht, Sehschärfe, Farbensinn, Ausdehnung der Gesichtsfelder usw. normal verhalte. Im gegenwärtigen Zusammenhange ist diese Tatsache um so bemerkenswerter, als diese Anomalie erblich auftritt und die einzelnen Fälle genau untereinander übereinzustimmen scheinen.

Endlich ist hier noch der Ort, einer Tatsache zu gedenken, an die sich schon unter historischem Gesichtspunkte (wir kommen unten noch darauf zurück) ein besonderes Interesse knüpft. M. SCHULTZE³ fand schon 1868 bei seinen Untersuchungen über den Bau der Netzhaut, daß bei gewissen Tiergattungen die Ausrüstung der Retina mit Zapfen und Stäbchen in auffälliger Weise der Lebensweise der Tiere parallel geht: die „*Tagtiere*“, die in der Hauptsache in gewöhnlichem Tageslicht leben, haben Netzhäute, die an *Zapfen* reich sind und nur eine geringe Zumengung von Stäbchen enthalten. Die „*Nachttiere*“, d. h. diejenigen, die in sehr schwach erleuchteten Höhlen leben oder bei nächtlichem Dunkel ihre Nahrung suchten, also überhaupt auf das Sehen in ganz schwachem Licht angewiesen sind, besitzen Netzhäute, in denen die *Stäbchen* auffällig überwiegen, die Zapfen ganz zurücktreten. Besonders bei den Säugern und bei den Vögeln sind diese Unterschiede ausgeprägt. Unzweifelhaft liegt in dieser Tatsache der vergleichenden Anatomie ein beachtenswerter Hinweis auf die den einen und den andern Gebilden zuzuschreibende Funktion, wie denn ja auch M. SCHULTZE als erster die Vermutung ausgesprochen hat, daß die Stäbchen als Organe des Dämmerungssehens, die Zapfen als Organ des Tagessehens anzusehen seien. Eine Anzahl von Abweichungen und Widersprüchen, die sich zunächst herauszustellen schienen, haben sich größtenteils in befriedigender Weise gelöst. So konnte TRENDELENBURG zeigen, daß die Netzhäute der Fledermäuse keineswegs, wie eine Zeitlang behauptet worden war, frei von Sehpurpur sind, sondern zu den purpurhaltigen gehören. Allerdings darf man nicht meinen, daß es sich um ganz scharfe Unterschiede und Abgrenzungen handelt. Das ist offenbar weder bezüglich der Funktionsweise, noch bezüglich des Netzhautbaues der Fall. Bei den Hühnern z. B., die zu den Tagvögeln gehören, läßt sich

¹ Klin. Mbl. Augenheilk. **49**, 241 (1911).

² KAWAKAMI: Klin. Mbl. Augenheilk. **72**, 340 (1924) — TAGAKI u. KAWAKAMI: Ebenda S. 349. — SCHEERER, Heidelberger Ber. **46**, 442 (1927).

³ SCHULTZE, M.: Arch. mikrosk. Anat. **2** (1868).

ein gewisser Grad von Dunkeladaptation sowie des PURKINJESchen Phänomens ganz gut nachweisen. Das schließt aber nicht aus, daß sie doch z. B. im Vergleich mit Eulen, Katzen und anderen Nachttieren im Dunkeln auffallend schlecht sehen. Auch kann es nicht überraschen, da, wie die neueren Untersuchungen herauszustellen scheinen, ihre Netzhäute zwar an Stäbchen arm sind, aber derselben keineswegs ganz ermangeln.

Eine außerordentlich interessante Bestätigung hat die Duplizitätstheorie endlich in neuester Zeit durch vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen von v. FRISCH gefunden¹. Ausgehend von der Tatsache, daß sich bei gewissen Fischen mit Änderung der Adaptation in ganz ähnlicher Weise wie beim Menschen Verschiebungen der Stäbchen und Zapfen feststellen lassen, untersuchte v. FRISCH, ob und in welcher Hinsicht sich bei diesen Tieren Unterschiede in ihrer Sehweise bei hellem Tageslicht gegenüber der bei schwachen Lichtern und Dunkeladaptation nachweisen ließen; ob mithin auch bei den Fischen wie beim Menschen von einem unterschiedlichen Tages- und Dämmerungssehen gesprochen werden könne.

Die Dressurversuche an verschiedenen Fischarten ergaben, daß in der Tat auch bei ihnen das im Hellen vorhandene Farbenunterscheidungsvermögen bei einem gewissen schwachen Licht erlischt. Die Helligkeiten, bei denen das geschieht, sind bei den einzelnen Arten verschieden. Im großen und ganzen aber darf gesagt werden, daß bei den untersuchten Arten die Schwelle des Farbensehens nicht grundsätzlich von der beim Menschen abweicht.

Diese Tatsache gewinnt ein besonderes Interesse dadurch, daß v. FRISCH fand, daß der Übergang vom Farbensehen zum farbenblinden Dämmerungssehen für alle untersuchten Arten bei derjenigen Dämmerungsstufe vor sich geht, bei der auch die Bildebene des Auges von den Zapfen geräumt und den Stäbchen überlassen wird. Es bedarf kaum eines besonderen Hinweises, in wie glücklicher Weise diese Befunde sich in den Vorstellungskreis der Duplizitätstheorie einfügen.

IV. Besondere Punkte.

In der obigen Übersicht sind diejenigen Tatsachen zusammengestellt, in denen die wichtigste Grundlage der Duplizitätstheorie zu erblicken ist, und die zu ihrer Beurteilung in erster Linie von Bedeutung sind. Es versteht sich jedoch, daß auch eine beträchtliche Anzahl weiterer Verhältnisse zu der genannten Theorie in mehr oder weniger enger Beziehung stehen. Es würde zu weit führen und erscheint auch im Hinblick auf die Besprechung an andern Stellen dieses Handbuches nicht erforderlich, hier auf alle diese Dinge einzugehen. So möge hier eine Anzahl kurzer Bemerkungen über einige *besondere Punkte* noch hinzugefügt werden².

Vor allem ist hier der Ort, auf die vorhin schon berührte, aber zunächst offengelassene Frage zurückzukommen, wie weit es bei dem Wechsel zwischen Tages- und Dämmerungssehen, insbesondere für die dabei auftretende Verschiebung der Gleichheitsbeziehungen auf die absolute Intensität der einwirkenden Lichter, wie weit auf die Stimmung (Adaptationsgrad) des Auges ankommt. Es versteht sich, daß diese Frage nicht ganz einfach zu beantworten ist, weil mit dem Wechsel der Belichtung stets auch eine Änderung des Adaptationszustandes

¹ FRISCH, K. v.: Farbensinn der Fische und Duplizitätstheorie. Z. vergl. Physiol. 2, H. 5, 393 (1925).

² Dagegen glaube ich, von einer Besprechung z. B. der Pupillenreaktion (pupillomotorischen Werte) sowie der elektrischen Erscheinungen (Aktionsströme) im Hinblick auf die Besprechung, die diesen Gegenständen an anderen Stellen dieses Handbuches gewidmet ist, hier absehen zu sollen.

verknüpft ist. Trotz dieser Schwierigkeiten lassen sich aber eine Anzahl von Tatsachen mit Sicherheit feststellen. In einem Raum, der zahlreiche Gegenstände von verschiedener Farbe enthält, stellen wir eine Beleuchtung her, die schwach ist, aber eine Erkennung der Farben noch gestattet. Betreten wir den Raum mit helladaptiertem Auge und verweilen dann längere Zeit darin, so kommt das PURKINJESCHE Phänomen in der von HERING besonders hervorgehobenen Form zur Beobachtung: die subjektiven Helligkeitsverhältnisse verschieben sich mit der fortschreitenden Anpassung an das schwache Licht längere Zeit hindurch und in sehr beträchtlichem Maße zugunsten der kurzwelligen Lichter, während die objektiven Lichtstärken ganz unverändert bleiben. Der relativ langsame Gang der adaptiven Veränderung gestattet hier den Einfluß zu beobachten, den gerade sie, bei konstanter Beleuchtung, an der Verschiebung der Helligkeitsverhältnisse hat. Die Bedeutung des *einen* Faktors kann also isoliert zur Anschauung gebracht werden. — Die Bedeutung des andern Faktors, der absoluten Lichtstärken, können wir nicht in ähnlicher Weise absondern, eben weil mit der Änderung der Belichtung stets auch eine Änderung des Anpassungszustandes einsetzt, und weil auch mindestens mit der Möglichkeit zu rechnen ist, daß eine solche Änderung zum Teil ungemein schnell („momentan“) Platz greift. Wir können aber den ganzen Vorgang der Adaptation sich bei höheren oder bei niederen Stufen der Belichtung abspielen lassen. Und dabei ergibt sich eine sehr bemerkenswerte Tatsache. Wir wiederholen den eben erwähnten Versuch, stellen aber die Beleuchtung so niedrig ein, daß eine Unterscheidung von Farben überhaupt unmöglich ist. Wenn wir nunmehr den Raum mit helladaptiertem Auge betreten, so sehen wir zunächst sehr wenig oder nichts. Was aber überhaupt gesehen wird, wird auch durchweg in denselben Helligkeitsverhältnissen gesehen, die auch bei maximaler Dunkelanpassung gegeben sind. Insbesondere treten auch Objekte von gleichem Dämmerungswert gleichzeitig über die Schwelle. Eine Verschiebung der Gleichheitsbeziehungen findet also unter diesen Umständen trotz der in dem Sinken der Schwellenwerte erkennbaren fortschreitenden Dunkelanpassung überhaupt nicht statt.

Bei der Wichtigkeit dieses Sachverhalts ist es geboten erschienen, ihn in einer besonderen Untersuchung mit Benutzung reiner Lichter prüfen zu lassen. Es wurden also zwei aneinanderstoßende Felder, das eine mit gelbem, das andere mit blauem Licht erleuchtet, und zwar bei so herabgesetzter Intensität, daß ein Farbenunterschied eben nicht mehr zu bemerken war, sondern vollkommenes Gleichaussehen erhalten werden konnte. Bei konstant erhaltener Helligkeit des einen Feldes wurde nun das andere zu wiederholten Malen zuerst nach kurzer, dann nach fortschreitend längerer Dunkelanpassung auf genaue Gleichheit eingestellt. Das Ergebnis war, daß im Laufe der zunehmenden Dunkelanpassung eine sehr geringfügige Änderung der Helligkeitsverhältnisse stattfindet, aber im *entgegengesetzten* Sinne des P.-Ph.s. Um dem gelben Feld gleichhell auszusehen, muß die Helligkeit des blauen sukzessive bei fortschreitender Dunkelanpassung ein wenig vermehrt werden. Vgl. hierüber V. KRIES: Z. Psychol. 25, 226, wo auch die theoretische Erklärung dieser Tatsachen aus den physikalischen Verhältnissen des Schpurgurs gegeben ist.

Vom Standpunkt der Duplizitätstheorie aus sind diese Tatsachen leicht verständlich und zugleich von großer Bedeutung. Wir werden anzunehmen haben, daß, solange keine Farben gesehen werden, der dem Tagesschen dienende Bestandteil des Sehorgans ganz außer Funktion bleibt, weil die Lichter die für seine Betätigung erforderliche Stärke nicht erreichen, weil sie unterhalb der „Zapfenschwelle“ bleiben. In diesem Falle haben wir es also mit einem ausschließlich durch die Stäbchen vermittelten Sehen zu tun, und es zeigt sich, daß, solange dies der Fall ist, eine Verschiebung der Gleichheitsbeziehungen im Sinne des P.-Ph. mit fortschreitender Adaptation überhaupt nicht stattfindet.

Wenn wir von theoretischen Erwägungen ganz absehen, so zeigen die erwähnten Tatsachen, daß der Zusammenhang, der zwischen Adaptation und Ver-

schiebung der Gleichheitsbeziehungen stattfindet, in entscheidender Weise von den absoluten Lichtstärken abhängt. Er ist bei höheren (die Zapfenschwelle überschreitenden) Lichtern in ausgesprochenster Weise vorhanden, während er bei sehr niedrigen Lichtstärken ganz fehlt. Die Verschiebung der Gleichheitsbeziehungen geht also keineswegs einfach dem Adaptationszustande parallel; die Helligkeitsverhältnisse lang- und kurzwelliger Lichter können bei sehr ungleichen Adaptationszuständen dieselben sein, wenn die absoluten Lichtstärken hinreichend niedrig sind. Insofern sind also zweifellos auch die absoluten Lichtstärken für die Gleichheitsbeziehungen von Bedeutung. Wenn daher von einigen Seiten (TSCHERMAK und HILLEBRAND) besonderer Wert darauf gelegt worden ist, daß eine Verschiebung der Gleichheitsbeziehungen ausschließlich nach Maßgabe des Adaptationszustandes stattfindet, den Lichtstärken als solchen aber keine Bedeutung zukomme, so trifft das in voller Allgemeinheit jedenfalls nicht zu. Denkbar erscheint nach dem zur Zeit Bekannten höchstens, daß die höheren eine Unterscheidung von Farben gestattenden Lichtstärken sich so verhalten könnten. Das ist zwar gewiß nicht undenkbar; von vornherein aber dürfte man wohl eher das Gegenteil erwarten. Ich möchte daher betonen, daß in den zur Zeit bekannten Tatsachen, insbesondere auch in den Ausführungen von TSCHERMAK und von HILLEBRAND ein Beweis dieses Sachverhalts nicht gefunden werden kann. Die Frage kann zur Zeit nur als eine durchaus offene bezeichnet werden. Ob es gelingen wird, für diesen oder jenen Bereich von Bedingungen zu einer sichern Entscheidung zu gelangen, bleibt einstweilen abzuwarten.

Die Tatsache einer unabhängigen *Zapfenschwelle* ist noch in manchen weiteren Hinsichten von Bedeutung. Denn es zeigt sich, daß auch in andern Hinsichten eine auffällige Änderung der Schwelle eintritt, wenn die Stärken der einwirkenden Lichter bestimmte Werte überschreiten. Der einfachste hierhergehörige Fall ist die unter dem Namen des *farblosen Intervalls* bekannte Erscheinung. Jedes Licht (von besonders gleich zu erwähnenden Ausnahmen abgesehen) erzeugt bei den geringsten Intensitäten, die für seine Wahrnehmung ausreichen, zunächst eine farblose Empfindung. Erst bei Erreichung beträchtlich höherer Stärken wird es farbig gesehen. Es fallen also, wie ich dieses Verhältnis allgemein bezeichnet habe, *generelle und spezifische Schwelle* stark auseinander. Der zwischen ihnen liegende Bereich von Lichtstärken ist das „*farblose Intervall*“. Es ist für jedes Licht um so größer, je mehr das Auge dunkeladaptiert ist, da durch diesen Vorgang die Empfindlichkeit der Stäbchen mehr und mehr gesteigert wird, die Stäbchenschwelle also auf immer niedrigere Werte heruntergeht, während die Zapfenschwelle sich jedenfalls nur unerheblich ändert. Ebenso versteht sich, daß die Erscheinung sich für verschiedene Lichtarten sehr ungleich darstellen muß. Es kommt darauf an, in welchem Verhältnis bei dem geprüften Licht überhaupt die Stäbchen- zur Zapfenwirkung steht. Dies Verhältnis aber ist bei den einzelnen Lichtarten sehr ungleich; und zwar verschiebt es sich mit zunehmender Wellenlänge immer mehr zuungunsten der Stäbchenwirkung. Während also bei blauem oder auch bei gemischtem weißen Licht das farblose Intervall schon bei einem geringen Grade von Dunkeladaptation deutlich zu bemerken ist, bedarf es für Orange schon eines beträchtlichen Grades von Dunkeladaptation, um die Erscheinung zu erhalten. Bei sehr langwelligem (rein roten) Lichtern dagegen gelingt es selbst bei maximaler Dunkeladaptation nicht, die Stäbchenschwelle unter die Zapfenschwelle zu bringen. Hier ist also ein farbloses Intervall unter keinen Umständen zu beobachten; die roten Lichter „treten farbig über die Schwelle“. Demgemäß ist denn auch für diese Lichter eine messende Ermittlung ihrer Dämmerungswerte nicht mehr möglich. — Eine bestimmte

Wellenlänge anzugeben, die als die Grenze des farblosen Intervalls zu betrachten wäre, ist nicht wohl möglich, schon weil es dabei sehr auf den Grad der Adaptation ankommt, aber auch weil ja die Befähigung zum Dämmerungssehen überhaupt und somit die Lage der bei hoher Dunkeladaptation zu erreichenden Schwellenwerte individuell sehr verschieden ist. Nach meinen Erfahrungen möchte ich nur sagen, daß bei Lichtern, die im üblichen Sinne rein rot genannt werden, die also keine kleinere Wellenlänge als $680\mu\mu$ enthalten, ein farbloses Intervall nicht mehr zu beobachten ist. Besonders zu beachten ist dabei, daß dies nicht nur für kleine, direkt fixierte Felder, also rein foveale Beobachtung, sondern auch bei Benutzung größerer Felder und für parazentrale Netzhautstellen gilt.

In sehr eigenartiger Weise macht sich endlich das Einsetzen der Zapfenfunktion bei Überschreitung gewisser Lichtstärken in der *räumlichen und zeitlichen Unterscheidungsfähigkeit* bemerkbar.

Was die erstere anlangt, so ist seit langem bekannt, daß die Sehschärfe innerhalb weiter Grenzen mit zunehmender Beleuchtungsstärke wächst. Nach den Untersuchungen von A. KÖNIG¹ wachsen die Sehschärfen mit bemerkenswerter Genauigkeit innerhalb sehr weiter Grenzen proportional den Logarithmen. Es gilt also die Formel $S = a \cdot \log \cdot B$. Um jedoch die ganze Abhängigkeit darzustellen, sind 2 *Formeln* erforderlich, von denen die eine für die geringen Beleuchtungen bis zu einem gewissen Punkte, die andere für die höheren, über diesen Punkt hinausgehenden gilt, und zwar sind beide von der gleichen allgemeinen Form, unterscheiden sich aber durch den Wert der Konstanten a . Werden also die Sehschärfen in der üblichen Weise graphisch veranschaulicht, und zwar so, daß die Logarithmen der Beleuchtung als Abzissen, die Sehschärfen als Ordinaten aufgetragen werden, so setzt sich, wie Abb. 214 zeigt, die Kurve aus zwei annähernd geradlinigen Stücken zusammen,

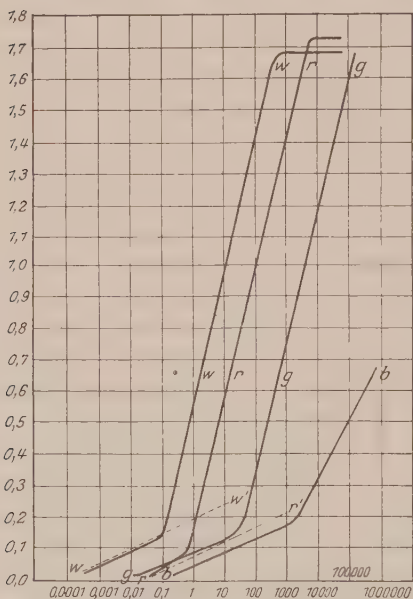


Abb. 214. Abhängigkeit der Sehschärfe von der Stärke der Beleuchtung.

von denen das eine langsamer, das andere steiler ansteigt, und die mit einem ziemlich scharfen Knick ineinander übergehen.

Ganz ähnlich sind die Ergebnisse, die PORTER² für die zeitlichen Unterscheidungen erhielt. Läßt man ein Licht periodisch unterbrochen einwirken, so wächst die Frequenz, bei der das Flimmern aufhört, mit guter Annäherung proportional dem Logarithmus der Lichtstärke. Wiederum aber setzt sich die Abhängigkeit aus 2 Stücken zusammen, die sich sehr annähernd als grade Linien mit ganz verschiedener Steigung darstellen.

In beachtenswerter Weise kommt ferner die Duplizität des Sehorgans in den *zeitlichen Verhältnissen* der Empfindung zur Erscheinung. Eine Reihe von Erscheinungen lehrt, daß beim plötzlichen Einsetzen einer Belichtung der durch die Zapfen bedingte Anteil der Empfindung etwas früher, der durch die Stäbchen vermittelte ein wenig später beginnt. Hieraus ergeben sich charakteristische

¹ KÖNIG, A.: Sitzgsber. Berl. Akad. 1897, 559.

² PORTER: Proc. roy. Soc. Lond. 70, 313.

Erscheinungen, namentlich wenn man bewegte helle Gegenstände auf dunklem Hintergrund betrachtet, ohne mit dem Blick zu folgen. Ein blauer Gegenstand z. B. in dieser Weise beobachtet, läßt nichts Auffälliges bemerken, solange das beobachtende Auge annähernd helladaptiert ist. Wird er unter sonst gleichen Bedingungen mit gut dunkeladaptiertem Auge beobachtet, so sieht man sehr deutlich einen voranlaufenden tiefblauen Rand, an den sich, scharf abgesetzt, ein blasserer und hellerer Streifen anschließt. Mit zunehmender Dunkeladaptation wird dieser letztere immer heller und zieht sich zugleich in einen immer längeren Schweif aus. Die durch die Stäbchen ausgelöste Empfindung gewinnt also mit zunehmender Dunkeladaptation an Helligkeit, wird aber zugleich auch zeitlich in die Länge gezogen. — Auf dem ungleich schnellen Einsetzen der Zapfen- und der Stäbchenempfindung beruht auch, wenigstens in der Hauptsache, die von alters her bekannte Erscheinung der sog. flatternden Herzen.

In besonders interessanter Weise kommen diese Verhältnisse bei der binokularen Tiefenwahrnehmung bewegter Gegenstände zur Erscheinung. Erhält hier das rechte und linke Auge von demselben Gegenstand ungleich starkes oder ungleich gefärbtes Licht, so ergeben sich unter Umständen aus den ungleichen zeitlichen Verhältnissen parallaktische Verschiebungen (Querdissparationen) des rechts- und linksäugig gesehenen Bildes. Hierauf beruht das von PULFRICH¹ veröffentlichte Verfahren der „Stereophotometrie“. Für diese Verwendung ist in erster Linie maßgebend, daß im allgemeinen bei stärkeren Lichtern die Empfindung schneller einsetzt (bzw. früher ihren Höchstwert erreicht) als bei schwächeren. Zugleich macht sich dabei aber auch bemerklich, daß die durch die Zapfen vermittelten² Empfindungen zeitlich gegeneinander verschoben sind. So kommt es z. B., daß, wenn man z. B. rote und blaue Lichter zunächst im Tagessehen (bei hohen Intensitäten und helladaptiertem Auge) dann bei Abschwächung und fortschreitender Dunkeladaptation vergleicht, die Stereohelligkeit sich im entgegengesetzten Sinne des P - Ph., d. h. zuungunsten des kurzwelligen Lichtes verschiebt, wie in meinem Institut von ENGELKING und POOS² gefunden wurde. Das Blau gewinnt zwar an Helligkeit, aber das Einsetzen der Empfindung oder die Erreichung des Höchstwertes wird dabei im Vergleich zum roten Licht nicht beschleunigt, sondern im Gegenteil verzögert.

Bei den eben besprochenen Erscheinungen kommt es lediglich darauf an, mit welchem Zeitverlust nach dem Einsetzen einer Belichtung die Empfindung entsteht bzw. ihren Höchstwert erreicht. Es ist aber bekannt, daß der zeitliche Verlauf der Empfindung gegenüber dem der sie auslösenden Belichtung nicht allein durch ein geringeres oder größeres Maß zeitlicher Verschiebung oder Auseinanderziehung unterschieden ist. Namentlich bei kurzdauernden Belichtungen ist vielmehr der ganze zeitliche Ablauf ein anderer und weit verwickelterer. Bei kurzdauernden Belichtungen beobachtet man einen unter Umständen verwickelten Ablauf der Erscheinungen, was dazu geführt hat, eine Anzahl bestimmter verschiedener Nachbilder oder auch Empfindungsphasen zu unterscheiden. Auch diese Erscheinungen sind in systematischer Weise an anderer Stelle dieses Handbuches zu besprechen. Doch muß hier auf einige Punkte hingewiesen werden, die im Hinblick auf den uns beschäftigenden Gegenstand von Interesse sind. Es handelt sich dabei vorzugsweise um die Erscheinung, die in der Physiologie seit langer Zeit unter dem Namen des positiv-komplementären oder PURKINJE-schen Nachbildes bekannt ist. Sie besteht darin, daß bei kurzer Belichtung der

¹ PULFRICH: Die Sternometrie im Dienste der Photometrie und Pyrometrie. Berlin 1923. Auch in den Naturwissenschaften 1922, 553, 569, 714, 735, 751.

² v. KRIES: Naturwiss. 1923, 451. — ENGELKING u. POOS: Arch. f. Ophthalm. 114, 340 (1924).

ersten primären Erregung in einem zeitlichen Abstand von $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ Sek. ein zweites Aufleuchten folgt, welches bei weißem Licht farblos oder leicht bläulich, bei farbigen Lichtern komplementär aussieht. Betrachtet man, ohne mit dem Blick zu folgen, einen im dunkeln Gesichtsfelde bewegten hellen Gegenstand, so stellt sich die Erscheinung in der Form dar, daß dem voranlaufenden hellen Gegenstande in einem dem genannten Zeitwert entsprechenden Abstand ein zweites, weit weniger helles (bei farbigen Gegenständen gegenfarbiges) Bild nachläuft. Dies ist die Erscheinung, die von den verschiedenen Autoren als nachlaufendes Bild, recurrent vision, Trabant u. dgl. benannt worden ist.

Schon bei meiner ersten Mitteilung über die Stäbchenhypothese habe ich darauf hingewiesen, daß dieses nachlaufende Bild Besonderheiten darbietet, die Anlaß geben, in ihm eine Betätigung der Stäbchen zu erblicken. Es sind hauptsächlich 2 Punkte, die in dieser Hinsicht in Betracht kommen. Der erste besteht darin, daß die Helligkeit des nachlaufenden Bildes nicht der gesehenen Helligkeit der primären Lichter entspricht, sondern deren *Dämmerungswerten* parallel geht. Die Erscheinung ist daher bei allen Lichtern mit relativ hohen Dämmerungswerten gut zu beobachten, *fehlt dagegen bei langwelligem, rein rotem Licht*¹. Daß das nachlaufende Bild den Dämmerungswerten entspricht, kommt in besonders charakteristischer Weise bei dem deuteranopischen Sehorgan zur Erscheinung. Wir haben für dieses 2 Felder in naher Benachbarung hergestellt, von denen das eine mit einem dem Deuteranopen farblos erscheinenden homogenen Blaugrün, das andere mit einem ebenfalls farblos erscheinenden Rot-Blau-gemisch erleuchtet war. Auch wurden die Lichtstärken so abgeglichen, daß bei ruhender Betrachtung beide Felder genau gleich erschienen. Wurden nun die Felder durch Einschaltung eines rotierenden Spiegels in Umlauf versetzt, so lieferte das homogene Licht ein sehr deutliches, das Gemisch dagegen ein viel schwächeres oder auch gar nicht sichtbares nachlaufendes Bild².

Von nicht geringerem Interesse ist sodann, daß die Erscheinung im *fovealen Bezirk* *fehlt*. Wird sie also in der Form des nachlaufenden Bildes beobachtet, so sieht man dieses bis nahe an den Fixationspunkt heranlaufen. Dort verschwindet es, wie wenn es in einen Tunnel hineinschlüpfte, um ein wenig jenseits des Zentrums wieder aufzutauchen.

Die wahrscheinlichste Deutung, die man der Erscheinung des nachlaufenden Bildes zur Zeit geben kann, ist ohne Zweifel die, daß der in den Stäbchen eingeleitete Vorgang in kurzem Intervall nach der ersten zu einer zweiten Helligkeitsempfindung Anlaß gibt, und daß diese sich mit einer negativen (gegenfarbigen) Phase in dem Tätigkeitsablauf der Zapfen kombiniert. Geht man von dieser Anschauung aus, so gewinnen die Farbenverhältnisse noch ein besonderes Interesse. Es wurde schon erwähnt, daß bei Verwendung weißen Lichtes das nachlaufende Bild in der Regel schwach bläulich gesehen wird. Dem entspricht es, daß die Regel die komplementäre Färbung nicht ganz genau, sondern mit einer gewissen Abweichung zutrifft.

Wenn die durch Vermittelung der Stäbchen erzeugten Empfindungen nicht farblos, sondern mehr oder weniger bläulich sind, so ist das eine Tatsache, der selbständige Bedeutung zukommt. Der Sachverhalt ist daher denn auch noch mehrfach zum Gegenstand besonderer Untersuchung gemacht worden. In neuerer Zeit ist er namentlich von KROH³ bestätigt worden. Bei den vorhin erwähnten,

¹ Der Widerspruch, den HESS in dieser Hinsicht erhoben hat, beruht darauf, daß er unter der Bezeichnung der „Phase 3“ Dinge zusammenfaßt, die in der Erscheinung und offenbar auch nach der Art ihrer Entstehung ganz verschieden sind. Vgl. darüber v. KRIES: Zur physiologischen Farbenlehre. Klin. Mbl. Augenheilk. **70**, 577 (1923).

² v. KRIES: Z. Psychol. **19**, 189.

³ KROH: Z. Psychol. **53** (1922).

wie auch bei den KROHschen Untersuchungen sind die Begriffe der Farblosigkeit, entsprechend denn auch der einer bläulichen Färbung in subjektiv-psychologisch bestimmtem Sinne genommen worden. Man kann den Gegenstand auch etwas anders angreifen, namentlich für ein dichromatisches Sehorgan. Stellt man für ein solches bei hohen Lichtstärken 2 Felder her, die ihm gleich und beide farblos erscheinen, von denen aber das eine mit homogenem Licht, das andere mit dem gleich aussehenden Rot-Blaugemisch erleuchtet ist, so hat von diesen das erstere den erheblich höheren Dämmerungswert. Werden die Lichter abgeschwächt und mit dunkeladaptiertem Auge betrachtet, so erscheint das erstere im Vergleich zum anderen nicht nur heller, sondern auch merklich blauer. NAGEL¹ hat denjenigen Punkt des Spektrums, für den eine solche qualitative Verschiebung der Gleichheitsbeziehung *nicht* auftritt, — er nennt ihn den *invariablen Punkt* des Spektrums — aufgesucht und bei etwa 485μ gefunden. Dies ist also dasjenige Licht, das, auf den relativ farbentüchtigen Bestandteil des dichromatischen Sehorgans einwirkend, eine Empfindung erzeugt, die der durch die Stäbchen hervorgerufenen qualitativ gleich ist. Die direkte Betrachtung lehrt, daß dieses Licht deutlich bläulich aussieht, entsprechend der Tatsache, daß der neutrale Punkt des Spektrums an einer merklich längerwelligen Stelle, etwa 495 bis 497μ gefunden wird.

Wenn man das im obigen beigebrachte Material überblickt, so kann man sich wohl dem Eindruck nicht verschließen, daß in einer nicht gerade häufigen Weise zahlreiche und verschiedenartige Tatsachen zusammenkommen, um die uns beschäftigenden Vorstellungen wahrscheinlich zu machen. Die auffälligen Unterschiede der Funktion, die wir zwischen Tages- und Dämmerungssehen bemerken (darin wird man immer die Grundlage und den Ausgangspunkt des Duplizitätsgedankens erblicken müssen), weisen auf die Kombination zweier verschiedener Funktionsweisen hin. Diese Annahme wird gestützt durch die anatomisch erwiesene Tatsache der doppelten Form des Sehepithels. Wir können ferner in besonderen Fällen jede der danach anzunehmenden Funktionsweisen in strenger Isolierung aufweisen, das Tagessehen in einem kleinen zentralen Bezirk der Netzhaut, das Dämmerungssehen bei der angeborenen totalen Farbenblindheit. Auch zeigt sich, daß wenigstens im ersteren Falle diese Isolierung in bemerkenswerter Genauigkeit mit der anatomischen Isolierung der einen Art des Sehepithels, mit dem Fehlen der Stäbchen zusammentrifft. Die pathologischen Nachtblindheiten zeigen die Möglichkeit von Schädigungen, die die Funktion des Dämmerungssehens, wenn nicht in strenger Isolierung und bis zu völliger Aufhebung, doch selektiv in ganz überwiegender Weise betreffen und so auch zu einer wenigstens annähernden Isolierung des Tagessehens führen. In dem Zusammenfallen der Dämmerungswerte mit dem die photochemische Wirkung auf den Sehpurpur messenden „Bleichungswerte“, in der durch die vergleichende Anatomie festgestellten relativen Verteilung der einen und andern Art des Sehepithels bei Tages- und Nachttieren findet die Annahme weitere Unterstützung von ganz anderer Seite her. Dazu kommt, daß eine ganze Anzahl spezieller Erscheinungen, die, wenn sie auch nicht in so unmittelbar zwingender Weise auf den Duplizitätsgedanken führen, doch durch ihn dem Verständnis näher gebracht werden und auf seiner Grundlage Handhaben zu einer befriedigenden Erklärung bieten. Nach all dem darf man unzweifelhaft der uns beschäftigenden Annahme einen sehr hohen Wahrscheinlichkeitswert zuschreiben, und sicherlich ist es gerechtfertigt, sie der Erwägung pathologischer Tatsachen zugrunde zu legen, namentlich zum Ausgangspunkt weiterer Untersuchungen zunehmen.

¹ Z. Psychol. 12, 28.

V. Offene Fragen.

Um so nachdrücklicher möchte ich betonen, daß wir ihren Wert und ihre Tragweite auch nicht überschätzen dürfen. Gegenüber den älteren Theorien ist ohne Zweifel ein besonders wichtiger Fortschritt auch dadurch gegeben, daß wir hier nicht auf völlig abstrakte Begriffe wie Komponente, Sehsubstanz u. dgl. beschränkt sind, sondern mit der Anknüpfung an bestimmte anatomische und physikalische Verhältnisse der Theorie eine feste Unterlage geben können, daß sie einen anatomisch und physikalisch greifbaren Gedanken bedeutet. Wir dürfen aber nicht übersehen, daß eine der wichtigsten Fragen vorderhand ungelöst bleibt. In welcher Weise die Belichtung nervöse Vorgänge auslöst oder beeinflußt, das bleibt vorderhand dunkel. Auch wenn wir annehmen, daß in den Stäbchen als erster Erfolg der chemische Angriff des Sehpurpurs in Betracht kommt, so ist damit doch eben nur der erste Schritt charakterisiert und einer uns bekannten Klasse von Vorgängen eingereiht. Wie dieser chemische Erfolg auf die nervösen Gebilde übertragen wird, darüber fehlt es uns zur Zeit an jeder begründeten Vorstellung. Wie die Wirkung des Lichts in den Zapfen stattfindet, und von welcher Art sie ist, das ist zur Zeit nicht nur unbekannt, sondern auch jeder begründeten Vermutung entzogen. Es versteht sich, daß die Duplizitätstheorie an Sicherheit noch ungemein gewinnen würde, wenn sie durch bestimmte Annahmen in dieser Hinsicht ergänzt werden könnte, namentlich wenn diese Annahmen auch durch Analogien auf sonstigen Gebieten wahrscheinlich zu machen wären. Im Anschluß hieran möchte ich sodann gleich weiter betonen, daß es selbstverständlich verkehrt wäre, wenn wir meinen wollten, der Duplizitätstheorie eine Beantwortung aller auf die Einrichtung und Funktion des Sehorgans bezüglichen Fragen entnehmen zu können. Es versteht sich vielmehr von selbst, daß die Funktion des Sehorgans eine Reihe von Seiten bietet, auf die sich die Theorie gar nicht erstreckt, daß es zahlreiche Fragen gibt, die sozusagen ganz außerhalb ihres Gedankenkreises liegen. Dahin gehört vor allem die Frage nach dem speziellen Aufbau des farbentüchtigen, dem Tagessehen dienenden Bestandteils. Freilich sind wir veranlaßt, gerade die Zapfen als die bei dieser Sehweise wirksamen Rezeptoren anzusehen. Aber von welcher Art die Wirkung des Lichts auf diese Gebilde ist, durch welche Einrichtung derselben es ermöglicht wird, daß verschiedene Lichter ungleiche Erfolge auslösen, und welche weitere Einrichtung des Sehorgans diese ungleichen Erfolge auch in ungleichen Empfindungen zur Erscheinung kommen läßt: das alles sind Fragen, die der Theorie fremd sind und auf ein ganz anderes Gebiet hinüberführen. Das gleiche gilt in vielen anderen Hinsichten, so z. B. für die verwickelten zeitlichen Formen, die die Reizfolge z. B. bei kurzdauernden Belichtungen zeigen.

Allerdings ist wahrscheinlich, daß die betreffenden Vorgänge in jedem der beiden Bestandteile unabhängig ihren bestimmten zeitlichen Verlauf nehmen, und daß das, was wir beobachten, als der kombinierte Erfolg dieser beiden Vorgangsreihen aufzufassen ist. Mindestens wird man zweckmäßigerweise zunächst versuchen, auf dieser Grundlage zu einer befriedigenden Deutung zu gelangen. Aber auch wenn das gelingen sollte, so wäre doch damit in den tiefern Grund dieser jedenfalls verwickelten zeitlichen Verhältnisse kein Einblick gewonnen. Wie es kommt, daß der einmaligen kurzen Belichtung wiederholte Empfindungen folgen, ob wir an Oscillationen, Zurückwerfungen usw. zu denken haben, das sind Fragen, die der Theorie fremd sind und auf die sie Antwort zu geben nicht beanspruchen kann.

Wichtiger ist, daß auch in den maßgebenden Grundgedanken der Theorie Fragen stecken, die zum Teil noch nicht mit Sicherheit beantwortet werden

können. Es hängt dies namentlich damit zusammen, daß wir das Dämmerungssehen in doppelter Weise charakterisieren, indem wir es einerseits als eine Funktion der Stäbchen, andererseits als an den Sehpurpur gebunden betrachten. Die nächstliegende Annahme ist es freilich, daß diese beiden Bestimmungen streng zusammenfallen. Dies würde besagen, daß eine Erregung der Stäbchen ausschließlich durch den photochemischen Angriff des in ihnen enthaltenen Sehpurpurs stattfindet, andererseits aber auch, daß an diesen photochemischen Vorgang physiologische Erfolge ausschließlich da geknüpft sind, wo der Sehpurpur in größeren Mengen angehäuft ist, nämlich in den Stäbchen. Die Tatsachen, die überhaupt der Duplizitätstheorie zugrunde liegen, lehren ohne Zweifel, daß beide Voraussetzungen mit einer gewissen Annäherung zusammentreffen; in beiden Hinsichten ist aber an die Möglichkeit von Abweichungen geringeren Betrages sehr wohl zu denken. Daraus ergibt sich, wie ich das wiederholt betont habe, der Ausblick auf genauere Ausgestaltungen der Theorie, für die uns zur Zeit noch die sichere Grundlage fehlt. Es kann zunächst erwogen werden, ob der Sehpurpur vielleicht für die Stäbchen nur die Bedeutung eines Sensibilisators besitzt, diese also in gewissem Maße auch ohne Sehpurpur funktionsfähig sind. Man würde darauf zu schließen berechtigt sein, wenn sich z. B. bei den total Farbenblinden mit wechselnden Adaptationszuständen, also wechselndem Gehalt an Sehpurpur, die Helligkeitsverhältnisse erheblich änderten. Davon hat sich in den bisherigen Beobachtungen nichts gezeigt. Da indessen total Farbenblinde in diesen Hinsichten nicht mit derjenigen Genauigkeit beobachten können, die der Normale erreicht, auch die Untersuchungen nicht direkt hierauf gerichtet worden sind, so können wir jene Annahme zur Zeit wohl nur als sehr wenig wahrscheinlich bezeichnen, sie aber nicht mit voller Sicherheit ausschließen. — Ebenso ist zu beachten, daß, wenn wir auch den Sehpurpur allein in den Stäbchen wahrnehmen können, doch geringere Mengen, die uns nicht sichtbar sind, auch außerhalb dieser Gebilde vorhanden sein könnten. Daran kann man die Frage knüpfen, ob etwa in geringem Betrage auch eine Erregung der Zapfen durch die Wirkung des Lichts auf den Sehpurpur möglich ist. Solche Vorstellungen sind, worauf hier des genaueren nicht einzugehen ist, für die Theorie der nachlaufenden Bilder von einigem Interesse. Auch wenn sich herausstellen sollte, daß der des P.-Ph. ermangelnde zentrale Bezirk kleiner ist als der stäbchenfreie, so wäre daran zu denken, daß Andeutungen des Dämmerungssehens auch in Teilen gegeben sind, die zwar keine Stäbchen, wohl aber noch Sehpurpur enthalten und durch die Wirkung dieses Körpers auf die Zapfen veranlaßt sind¹. Im Hinblick auf die gute Übereinstimmung der Werte, die die physiologischen Untersuchungen für die Ausdehnung des *einheitlich funktionierenden* (des P.-Ph. ermangelnden) und andererseits die mikroskopischen Messungen für die Ausdehnung des *anatomisch einheitlichen* (d. h. stäbchenfreien) Bezirkes ergeben haben, kann allerdings auch eine derartige Annahme zur Zeit als wenig wahrscheinlich bezeichnet werden.

Ein weiterer Punkt, der erst durch spätere Untersuchungen zu klären sein wird, ist die Art, in der die von den einen und anderen Empfängern ausgelösten Zustände und Vorgänge für die Erzeugung der Empfindung ineinandergreifen. Ohne Zweifel ist wohl anzunehmen, daß bei farblosem Sehen die Helligkeitswerte sich in gewisser Weise zusammenaddieren. Fraglich aber erscheint vorderhand z. B., ob die durch Vermittelung der Stäbchen ausgelösten Empfindungen dadurch beeinflusst werden, daß vermöge einer Betätigung der Zapfen farbige Empfindungen stattgefunden haben und eine Farbumstimmung dadurch erzeugt

¹ Vgl. darüber v. KRIES: Z. Psychol. 9, 37; 19, 190; 23, 184.

worden ist. Die komplementäre Färbung der nachlaufenden Bilder scheint zu lehren, daß dies wenigstens unter Umständen sich so verhält. Aber die Frage verdiente wohl eine allgemeinere Prüfung.

Als eine andersartige, zur Zeit noch offene Frage sei hier noch das Verhältnis des Zapfen- und Stäbchensehens in der *stammesgeschichtlichen Entwicklung berührt*. Daß die Organe des Tagesehens den vollkommener funktionierenden und den stammesgeschichtlich jüngeren Apparat darstellen, darf wohl unbedenklich angenommen werden. Ob wir uns aber diesen durch eine Modifikation, durch eine fortschreitende Ausbildung der älteren Einrichtung entstanden denken müssen, oder ob etwa auf einer gewissen Stufe der Entwicklung *neben* jenem ein Apparat von ganz anderer Art als etwas Neues und grundsätzlich Verschiedenes auftritt, ob z. B. neben den zunächst verwerteten photochemischen ganz andersartige Umsetzungen der Lichtenergie einsetzen, das ist meines Erachtens eine sehr wohl zu erwägende Frage, für deren Beantwortung es uns vorderhand an sichern Anhaltspunkten fehlt¹.

Der Gedanke einer stammesgeschichtlichen Entwicklung des Farbensinns ist in neuerer Zeit besonders von Mrs. LADD-FRANKLIN vertreten und entwickelt worden². Dabei steht im Vordergrund der Gedanke, daß an das ursprüngliche und älteste farblose Sehen sich zunächst in der Art einer *Spaltung* die Unterscheidung von Gelb und Blau anschließt, und daß dann auf einer späteren Stufe in ähnlicher Weise eine Spaltung der Gelbempfindung in Rot und Grün und somit die Entstehung der Rot-Grün-Empfindung Platz greift. Gewiß ist dies eine sehr ansprechende und beachtenswerte Annahme. Beim Menschen stuft sich, bei ausgesprochenem Tagesehen, vermutlich also reinem oder ganz überwiegendem Funktionieren der Zapfen, der Farbensinn vom Zentrum gegen die Peripherie ab, wobei wir erst die Rot-Grün-Empfindung, dann die Gelb-Blau-Empfindung ausfallen sehen. Hier sehen wir also, wie es scheint, wenn wir von der Peripherie zum Zentrum fortschreiten, die Funktion der Zapfen von den total Farbenblinden zu dem Gelb-Blau-Tüchtigen, dann zu den vollkommen Farbentüchtigen in allmählichem Fortschritt sich entwickeln. Überall aber ist dieses Sehen durch die relativ hohe Empfindlichkeit gegen langwelliges Licht und als ein nur bei hohen Lichtstärken gegebenes charakterisiert. Es ist ein ansprechender Gedanke, daß wir hier gewissermaßen auch die stammesgeschichtliche Entwicklung der *Zapfen* und *ihrer* Sehfunktion vor uns haben, die mit der total farbenblinden Form beginnend erst zum Gelb-Blau, dann zu Rot-Grün fortschreiten würde. Die Zapfen der Peripherie wären im phylogenetischen Sinne die ältesten, die des Zentrums die jüngsten. — Eine ganz andere Frage ist es aber, ob wir die älteste und unvollkommenste Form der hiernach angenommenen Sehweise mit der Funktion der *Stäbchen* identifizieren dürfen. Für diese ist offenbar das Sehen mittels des Sehpurpurs charakteristisch, und im Hinblick auf die neueren Versuche, die Farbenunterscheidung an photochemische Tatsachen anzuknüpfen, scheint mir immer die fast absolute Konstanz merkwürdig, mit der das Licht auf diesen Körper einwirkt. Es ist gewiß eine sehr beachtenswerte Tatsache, daß beim total Farbenblinden, dessen Sehen wir uns an den Sehpurpur gebunden denken müssen, die Helligkeitsverhältnisse verschiedener Lichter durch den jeweiligen Zustand des Auges, z. B. Hell- und Dunkeladaption, längere Belichtungen usw., wobei nicht nur die Menge des Sehpurpurs stark verändert wird, sondern auch seine Umwandlungs- und Zersetzungsprodukte auftreten müssen, sich so gut wie gar nicht ändern. Dies spricht nicht gerade für eine Beteiligung des Sehpurpurs am Farbsehen in der jetzt namentlich von WEIGERT angeregten Weise. — So drängt sich denn doch die Frage auf, ob wir uns die stammesgeschichtliche Entwicklung des Farbensinns nicht vielleicht in ganz anderer Weise zu denken haben. Wenn die Lichtempfindlichkeit zuerst in einer Form auftritt, die der Farbenunterscheidung ermangelt, und bei der die Affizierung des Sehepithels ein photochemischer Vorgang von der Art ist, wie wir es noch jetzt beim Sehpurpur kennen, könnte es nicht der Fall sein, daß in einem Zwischenstadium der Entwicklung nicht diese Form höher ausgebildet wird, sondern neben ihr als etwas gänzlich Neues eine vollkommen verschiedene Art physiologischen Geschehens einsetzt, die an andere anatomische Gebilde, vor allem aber an eine gänzlich verschiedene Umsetzung der Licht-

¹ Unter diesen entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten ist das Verhältnis des Tages- und Dämmerungsehens namentlich von Mrs. LADD-FRANKLIN ins Auge gefaßt worden. Siehe z. B. On tetrachromatic vision. Science 1923.

² Z. Psychol. 1892, 4*— Science 55, Nr 1430 (1922) und an vielen anderen Stellen. Eine zusammenfassende Darstellung hat Mrs. LADD-FRANKLIN in jüngster Zeit in der eben erscheinenden englischen Übersetzung von HELMHOLTZ, Physiol. Optik 2, 455f., gegeben.

energie geknüpft ist, und daß erst durch diese eine Unterscheidung der verschiedenen Lichtarten, also Farbenempfindungen ermöglicht werden. Um richtig zu würdigen, auf wie unsicherem Boden wir uns hier bewegen, sollte man sich immer wieder klarmachen, daß uns über die grundlegende Frage, von welcher Natur und Art die Vorgänge sind, die in den *Zapfen* als unmittelbare Erfolge der Belichtung auftreten, durch direkte objektive Beobachtung schlechterdings gar nichts bekannt geworden ist.

Auch eine Reihe weiterer mit dem *Sehpurpur* zusammenhängender Fragen sind zur Zeit noch nicht gelöst. In welcher Weise er entsteht, von welchen Bedingungen die Lebhaftigkeit seiner Bildung abhängt, ob er auch auf andere Weise als durch Belichtung zerstört wird, wie z. B. bei langdauerndem Dunkelaufenthalt das ja ohne Zweifel sich allmählich herstellende Gleichgewicht aufzufassen ist, über all diese Fragen sind wir zur Zeit nur wenig oder gar nicht unterrichtet. Das gleiche gilt von den seinerzeit so viel erörterten und erwogenen Verhältnissen des „*Sehgelb*“. Ob in der Tat die photochemische Zersetzung des Sehpurpurs scharf getrennte Phasen aufweist, deren erste in der Bildung jenes Körpers besteht, ob dessen Weiterzersetzung auch noch eine physiologische Bedeutung, evtl. welche zukommt, oder ob er wieder zu Sehpurpur regeneriert werden kann, auch dies sind Fragen, die in neuerer Zeit wenig mehr beachtet, doch noch eine abschließende Klärung fordern werden.

VI. Historische Bemerkungen.

Die Anschauung, daß den beiden Formen des Sehepithels zwei verschiedene Funktionsweisen des Sehorgans zugeordnet seien, so zwar, daß die Zapfen für das Sehen im Tageslicht, die Stäbchen für das Sehen in sehr schwachem Licht, das Dämmerungssehen, geeignet und bestimmt seien, ist, wie oben bereits erwähnt, zuerst von MAX SCHULTZE¹ ausgesprochen worden. Er gelangte zu ihr durch die Tatsache, daß die Netzhäute derjenigen Tiere, die nach ihrer ganzen Lebensweise wesentlich auf das Sehen in schwachem Licht angewiesen sind, vorzugsweise reich an Stäbchen gefunden werden, während in den Netzhäuten der Tagtiere diese zurücktreten und die Zapfen überwiegen. Aus der an unserm eignen Sehen bekannten Tatsache, daß bei sehr schwachem Licht keine Farben unterschieden werden, zog er die weitere Folgerung, daß die Stäbchen farbenblinde, nur zur Wahrnehmung farbloser Helligkeit befähigte Organe seien. Ohne Zweifel verband der scharfsinnige Anatom damit auch die weitere Meinung, daß bei denjenigen Sehorganen, die, wie die menschlichen, mit *beiden* Arten des Sehepithels ausgerüstet sind, das Sehen im Tageslicht wesentlich durch die einen, das im nächtlichen Dunkel wesentlich durch die andern getragen sei. In der physiologischen Optik war damals schon lange das „PURKINJESche Phänomen“ bekannt, d. h. die Verschiebung der Helligkeitsverhältnisse zugunsten der kurzwelligen Lichter, die beim Übergang vom Tages- zum Dämmerungssehen stattfindet. Wäre diese Tatsache M. SCHULTZE bekannt gewesen, so hätte sich ihm wohl von selbst die Folgerung ergeben, daß die Zapfen gegen langwelliges, die Stäbchen gegen kurzwelliges Licht relativ empfindlicher sind. Er hätte die zutreffende Erklärung des P.-Ph. gefunden, zugleich auch für seine Hypothese eine bedeutungsvolle Stütze in physiologischen Tatsachen gewonnen. Daß er hierzu nicht gelangte, gereicht ihm selbstverständlich in keiner Weise zum Vorwurf und darf die Anerkennung des Scharfsinnes nicht mindern, mit dem er anatomische Tatsachen zu deuten wußte. Aber wir dürfen es wohl gerade mit diesem Mangel physiologischer Anknüpfung in Verbindung bringen, wenn seine Hypothese zunächst in der Physiologie des menschlichen Gesichtssinnes wenig Beachtung

¹ SCHULTZ, M.: Arch. mikrosk. Anat. 2 (1868).

fand. Weder in der zweiten Auflage von HELMHOLTZ' Physiologischer Optik, die in der Zeit von 1884 bis gegen 1894 bearbeitet wurde, noch in den dieser Zeit entstammenden Veröffentlichungen HERINGS ist ihrer Erwähnung getan. Der gleiche Gedanke wurde offenbar ohne Kenntnis der Anregung von M. SCHULTZE von PARINAUD¹ ausgesprochen, und zwar zunächst in einer ganz kurzen Mitteilung. PARINAUD ging hier von gewissen Tatsachen der *Pathologie*, namentlich der Nachtblindheit, aus, die ihm Anlaß gaben, zentral und peripher begründete Sehstörungen zu unterscheiden, von denen er die letzteren mit dem Sehpurpur in Verbindung brachte. Er gelangte hierdurch auch zu der Annahme jener doppelten Funktion:

„Ces faits pathologiques tendent à établir qu'il y a deux espèces de sensibilité oculaire pour la lumière. La première nous donne une sensation lumineuse diffuse indépendante de toute perception de couleur et de forme. C'est la sensation de clarté. Elle est l'attribut des bâtonnets impressionnés par le pourpre.

La seconde qui est celle des cônes, nous donne les sensations lumineuses définies qui concourent à la perception des objets, laquelle repose essentiellement sur la propriété de ces éléments de recevoir des impressions lumineuses distinctes et de transmettre au sensorium des différences très délicates d'intensité lumineuse et chromatique.“

Auch hier fehlt die Anknüpfung an physiologische Tatsachen, ohne die der Gedanke doch nur eine ziemlich in der Luft schwebende Hypothese darstellt. Die relativ hohe Empfindlichkeit des Sehpurpurs gegen kurzwellige Lichter wird mit keinem Worte berührt.

In einer späteren Mitteilung² gibt PARINAUD allerdings an, daß durch Dunkeladaptation die an dem Schwellenwert gemessene Empfindlichkeit des Auges gegenüber verschiedenen Lichtern in ungleichem Maß zunimmt, womit er den wichtigen physiologischen Tatsachen nahekommte. Auch hier indessen wird die eigentlich grundlegende Tatsache, daß bei hohen Lichtstärken und Helladaptation ein anderes Helligkeitsverhältnis der Farben Platz greift als bei schwachem Licht und Dunkeladaptation nicht ausdrücklich erwähnt, wie denn auch der in der Physiologie seit Jahrzehnten eingebürgerte und weltbekannte Name des Purkinjephänomens nicht vorkommt. Da überdies PARINAUD, wie es scheint, den Stäbchen auch die Wahrnehmung von Formen, also die Befähigung zu einem räumlich geordneten Sehen, ganz absprach, so war er wohl auch nicht geneigt, das Dämmerungssehen als eine ausschließliche Funktion der Stäbchen zu betrachten, er dürfte vielmehr die ganze Funktionsteilung wesentlich anders aufgefaßt haben, als es M. SCHULTZE getan hatte und als wir es gegenwärtig tun. Auch die erwähnten ersten Mitteilungen PARINAUDS sind in der Physiologie des menschlichen Gesichtssinnes zunächst kaum beachtet worden. Auch sie haben an den vorhin angeführten Stellen bei HELMHOLTZ und bei HERING keine Erwähnung gefunden. Auf der andern Seite sind nun diejenigen Tatsachen, in denen wir jetzt die wichtigste Bedeutung und die maßgebende Grundlage der Duplizitätstheorie erblicken, damals, als sie aufgefunden wurden, keineswegs sogleich in diesem Sinne gedeutet, sondern ganz anders aufgefaßt worden. Die Feststellung der Tatsache, daß sehr vielfach tagesgleiche Lichter ungleiche Dämmerungswerte besitzen, verdanken wir, wie oben erwähnt, in erster Linie A. KÖNIG. Dieser gelangte damals durch Gedankengänge, die an die Photochemie des Sehpurpurs anknüpften, zu der Annahme, daß dieser Körper für die Blauempfindung eine unerläßliche Bedingung darstelle und daß daher das stäbchenfreie Netz-

¹ C. r. Acad. Sci. **99**, 937 (1884).

² C. r. Acad. Sci. **93**, 286 (1881).

hautzentrum *blaublind* sei, eine Anschauung, die sich mit unbezweifelbaren Tatsachen in Widerspruch setzt.

Weitere Fälle, in denen tagesgleiche Lichter von ungleichem Dämmerungswert sind, in denen die bei hohen Lichtstärken zutreffenden optischen Gleichungen durch proportionale Abschwächung ungültig werden, wurden von EBBINGHAUS¹ und von CHRL. LADD-FRANKLIN² gefunden.

Eine überaus wichtige Vermehrung unseres positiven Wissens bedeutet die Untersuchung von HERING und HILLEBRAND². Sie ging davon aus, daß bei herabgesetzter geringer Lichtstärke und dunkeladaptiertem Auge das Spektrum als ein farbloses Band gesehen wird, das Sehorgan also als ein total farbenblindes funktioniert. Zwischen zwei Lichtern beliebiger Wellenlänge oder auch beliebigen Gemisches läßt sich bei passender Abgleichung ihrer Intensitäten ein vollkommenes Gleicherscheinen erzielen. Es kommt also unter diesen Umständen nur *eine* Art physiologischer Valenz in Betracht. Es wurde nun die unter diesen Bedingungen bestehende Verteilung der Helligkeiten im Spektrum ermittelt. Dabei ergab sich die überraschende Tatsache, daß diese völlig verschieden von derjenigen ist, die unter den gewöhnlichen Bedingungen des Tagessehens, wobei die Teile des Spektrums in ihren verschiedenen Farben gesehen werden, beobachtet wird. Während hier in bekannter Weise die größte Helligkeit im prismatischen Spektrum des Tageslichts im Gelb etwa bei der Natriumlinie liegt, fand sich unter den erwähnten Bedingungen das Helligkeitsmaximum etwa bei der Thalliumlinie, also gewaltig gegen das kurzwellige Ende verschoben. Am langwelligen Ende erscheint das Spektrum sogar merklich verkürzt; die Helligkeit der roten Lichter ist also außerordentlich gering, praktisch gleich Null zu setzen. Nach den in der „Theorie der Gegenfarben“ entwickelten Anschauungen war in der unter diesen Umständen gegebenen Helligkeitsanordnung die Verteilung der „Weißwerte“ oder „Weißvalenzen“, d. h. der Wirkungen auf die schwarz-weiße Substanz zu erblicken. Da nun diese Verteilung eine ganz andere war als die der Helligkeiten, wie sie unter gewöhnlichen Bedingungen des Tagessehens sich darstellt, so ergab sich, daß an dieser letzteren neben den farblosen Anteilen der Empfindungen auch die Farbenbestimmungen einen beträchtlichen, unter Umständen sogar ganz entscheidenden Anteil haben, die Lehre von der „spezifischen Helligkeit der Farben“. Dem Rot und Gelb wurde eine erhellende, dem Grün und Blau eine verdunkelnde Wirkung zugeschrieben. Namentlich für das reine Rot war anzunehmen, daß seine ansehnliche Helligkeit, da es auf die schwarz-weiße Sehsubstanz so gut wie keine Wirkung hat, *ganz* durch den ihm eignen Rotanteil der Empfindung bedingt werde.

Wenig später wurde von HERING die nicht minder wichtige Tatsache festgestellt, daß bei angeborner *totaler Farbenblindheit* die Helligkeitsverhältnisse verschiedenfarbiger Lichter sich unter allen Umständen mit großer Annäherung ebenso verhalten wie die in dem eben genannten Verfahren ermittelten „Weißwerte“³. Diese Tatsache wurde dahin gedeutet, daß in diesen Sehorganen die Träger der farbigen Bestimmungen fehlen, derjenige des farblosen Empfindens aber in derselben Beschaffenheit wie im normalen Sehorgan erhalten sei.

Daß wir genötigt sind, die wichtigen, von HERING gefundenen Tatsachen ganz anders zu deuten, als er es tat, ist in der obigen Darstellung gezeigt worden. Was er für eine Ermittlung der „Weißwerte“ im Sinne seiner Theorie betrachtete, war in Wirklichkeit eine Bestimmung der *Dämmerungswerte*. Auf die Gründe, die uns zu dieser Auffassung Anlaß geben, haben wir hier nicht nochmals zurück-

¹ Vgl. die Anm. auf S. 681.

² HILLEBRAND: Sitzgsber. Wien. Akad. 98 III, 70 (1889).

³ HERING: Pflügers Arch. 49, 563.

zukommen. Nur über die Lehre von der spezifischen Helligkeit der Farben mögen hier noch einige Bemerkungen Platz finden. Daß die Unterschiede der Farbe zu den Helligkeitsverhältnissen in einer gewissen psychologischen Beziehung stehen, kann wohl kaum bestritten werden. Daß dem Gelb und Rot der Charakter des Hellen und Leuchtenden, dem Grün, mehr noch dem Blau der des Dunkeln und Schattigen eigen sei, ist ein alter Gedanke, den man gewiß nicht ohne weiteres als gänzlich unberechtigt ablehnen darf. Wie weit diese Verhältnisse bei der Helligkeitsvergleiche ungelfarbigter Gegenstände in Betracht kommen, das ist eine Frage, die schon wegen der großen Unsicherheit einer solchen Vergleichung schwer zu beantworten ist. Daß wir aber, wenn wir uns auf den Standpunkt von HERINGS Theorie der Gegenfarben stellen, den Trägern der Farbenempfindungen eine so entscheidende Bedeutung für die Helligkeitsverhältnisse nicht zuschreiben können, das geht sehr einfach aus der Tatsache hervor, daß, wenn wir die farbigen Anteile der Empfindung auf andere Weise als durch Lichtabschwächung und Dunkeladaptation zum Verschwinden bringen, wir eine Verteilung der Helligkeiten erhalten, die sich von der beim farbigen Sehen gegebenen nicht merklich, jedenfalls nicht auffällig unterscheidet, von der der Dämmerungswerte aber gänzlich verschieden ist. Hier hat denn die Erfahrung auch zu Ergebnissen geführt, die genau das Gegenteil von dem sind, was HERING auf Grund seiner Theorie erwarten mußte und längere Zeit gelehrt hat. Ihr zufolge mußten die „Weißwerte“ immer zur Erscheinung kommen, wenn man die farbigen Anteile zum Verschwinden brachte, insbesondere in ganz der gleichen Weise, ob dies durch Abschwächung der Lichter und Dunkeladaptation oder durch stark exzentrische Betrachtung geschah. Tatsächlich hat die Erfahrung gelehrt, daß, wenn wir die farbigen Anteile durch exzentrische Beobachtung, durch Verkleinerung der Feldgröße oder der Einwirkungszeit zum Verschwinden bringen, wir Helligkeitsverteilungen erhalten, die von der der Dämmerungswerte gänzlich verschieden sind. Stellt man sich also hinsichtlich des farbentüchtigen Bestandteils des Sehorgans auf den Standpunkt der Theorie der Gegenfarben, so müssen wir uns unbedingt die Wirkung des Lichts auf die „schwarz-weiße Sehsubstanz“ durch eine Valenzkurve dargestellt denken, die etwa den *Peripheriewerten* oder den *Minimalfeldhelligkeiten*, nicht aber den *Dämmerungswerten* entspricht.

Daß HERING die erwähnten wichtigen Tatsachen gefunden, bei ihrer Deutung aber, wie wir jetzt sagen dürfen, einen sicherlich verkehrten Weg eingeschlagen hat, das ist mir immer als ein überaus bedauerliches, ja ich möchte sagen geradezu verhängnisvolles Mißgeschick erschienen. Es erscheint aber für die historische Betrachtung auch einigermaßen rätselhaft. Freilich sind ja die Tatsachen, die auf einen andern Weg weisen, die Dämmerungsungleichheit tagesgleicher Lichter, das Auseinanderfallen der Peripherie- und der Dämmerungswerte usw., erst später gefunden worden. Und ob der in der Literatur schon vorliegende Gedanke MAX SCHULTZES HERING damals bekannt oder gegenwärtig gewesen und von ihm erwogen worden ist: das entzieht sich natürlich der Feststellung. Gleichwohl ist nicht darüber hinwegzukommen, daß auch damals schon der Deutung, die HERING den Tatsachen gab, sehr gewichtige Bedenken entgegenstanden. Daß der starke Helligkeitseindruck roter Lichter ganz ohne eine Einwirkung auf die schwarz-weiße Sehsubstanz zustande kommen sollte, das widersprach sicherlich dem Grundgedanken der Theorie. Denn in ihrer ursprünglichen Entwicklung war doch stets dem Träger der farblosen Helligkeit die führende und beherrschende Bedeutung zugeschoben worden. Den farbigen Bestimmungen wurden Mittelstellungen zwischen dem reinen Weiß und dem reinen Schwarz zugewiesen und demgemäß für die Helligkeit einer farbigen Empfindung die Formel $\frac{W + F/2}{S + F/2}$ aufgestellt, wo W und S die Weiß- und Schwarzwerte, F den Wert der farbigen Empfindung bedeuten soll. Auch hatte HERING ausdrücklich angegeben, daß die Stärke der Wirkung auf die schwarz-weiße Sehsubstanz mit der für das farbig gesehene Spektrum geltenden Helligkeitsverteilung etwa zusammenfalle und im prismatischen Spektrum des Tageslichts seinen Höchstwert im Gelb besitze.

Zu ähnlichen Überlegungen kommen wir, wenn wir der zweiten wichtigen Entdeckung HERINGS nachgehen. Sie bestand darin, daß bei angeborener totaler Farbenblindheit eine Verteilung der Reizwerte gefunden wird, die derjenigen der Dämmerungswerte mit größter Annäherung gleichkommt. HERING glaubt hierin eine Bestätigung dafür erblicken zu dürfen, daß in diesem Sehorgan der Träger der farbigen Empfindungen fehlte, und daß in dem Sehorgan des total Farbenblinden diese schwarzweiße Sehsubstanz des normalen Sehorgans isoliert gegeben wäre. Schon im Hinblick auf die Tatsache, daß der total Farbenblinde auch farblose Gegenstände doch ganz anders sieht als der Normale, daß er namentlich an Sehschärfe stets erheblich hinter ihm zurückbleibt, daß also mit dem Ausfall der Farbenempfindungen stets, und zwar in auffallend regelmäßigem Parallelismus, noch andere Defekte verbunden sind, mußte diese Deutung in hohem Grade bedenklich erscheinen lassen. Wie es gekommen ist, daß HERING der Meinung war, sich über diese Schwierigkeiten hinwegsetzen zu dürfen, das ist eine Frage, die sich der historischen Betrachtung immer wieder aufdrängt. Sie hängt natürlich aufs engste mit der andern zusammen, wie es zu verstehen ist, daß die Duplizitätstheorie, nachdem sie von anderer Seite aufgestellt und ausgebaut war, bei HERING und seiner Schule lediglich einer, man möchte sagen erbitterten Ablehnung begegnet ist. Vielleicht liegt der Schlüssel darin, daß, sobald wir im Sinne der Duplizitätstheorie die Hell- und Dunkeladaptation des Auges mit dem Sehpurpur in Verbindung bringen, damit die feste Verknüpfung, die nach HERING zwischen der Stimmung des Sehorgans und dem in der Empfindung direkt erkennbaren Wechselspiel assimilatorischer und dissimilatorischer Vorgänge bestehen sollte, verlorengeht. So mochte HERING wohl die Empfindung haben, daß er jenen Anschauungen nicht nähertreten könnte, ohne damit diejenigen in Frage zu stellen, die Kern und Mittelpunkt seines ganzen biologischen Denkens ausmachten. Indessen sind wir hier an dem Punkt angelangt, wo die historische Betrachtung auf das Gebiet des Persönlich-Psychologischen gerät und daher abgebrochen werden muß.

Eine feste Begründung und die Möglichkeit fruchtbarer Verwertung ergab sich für den Gedanken MAX SCHULTZES erst, als er in ausgiebiger Weise mit physiologischen Tatsachen in Verbindung gebracht wurde, und hierzu ist es erst gekommen, als er gerade auf Grund solcher physiologischer Tatsachen neu entdeckt wurde. Als ich mich um eine Erklärung der von KÖNIG, von HERING, zum Teil auch weiter von mir selbst gefundenen Tatsachen bemühte, bin ich damals noch ohne Kenntnis der von M. SCHULTZE sowie von PARINAUD gegebenen Anstöße auf den Gedanken einer an die beiden Formen des Sehepithels geknüpften Doppelfunktion des Auges gekommen (Aug. 1894)¹. Damit war von selbst gegeben, daß gerade die relativ größere Empfindlichkeit des einen gegen lang-, des andern gegen kurzwelliges Licht in den Vordergrund des Interesses gerückt wurde. So ergab sich für die „Abweichungen vom NEWTONschen Farbenmischungsgesetz“, für das PURKINJESche Phänomen, für die totale Farbenblindheit, für gewisse Verhältnisse der nachlaufenden Bilder eine einleuchtende Erklärung. Zugleich aber eröffnete sich auch ein ausgiebiges Feld weiterer Untersuchungen. Von diesen sei hier nur die Helligkeitsverteilung für die farblos sehende äußerste Netzhautperipherie, die funktionelle Sonderstellung des Netzhautzentrums, die Messung der Lichtempfindlichkeit des Sehpurpurs gegenüber verschiedenen Lichtarten genannt. Die erhaltenen Ergebnisse, das Auseinanderfallen der Peripherie- und der Dämmerungswerte, das Fehlen des P.-Ph. im Netzhautzentrum, die Übereinstimmung zwischen Bleichungs- und Dämmerungswerten stellten eine Reihe neuer Tatsachen dar, die der Theorie in auffälliger Weise zur Bestätigung dienten. Als bald nach meiner ersten Mitteilung berichtete dann auch PARINAUD² über Untersuchungen, die an Vollständigkeit und Bedeutung über seine vorhin erwähnten kurzen Angaben weit hinausgingen. Er zeigte hier, daß durch Dunkeladaptation die Empfindlichkeit des Auges gegenüber den verschiedenen Lichtern in sehr ungleichem Maße gesteigert wird, daß alle Lichter, deren Wahrnehmbarkeit durch die Dunkeladaptation gesteigert wird, dabei nur einen Zuwachs an farbloser Helligkeit erfahren, daß diese Empfindlichkeitssteigerung der Fovea abgeht.

¹ V. KRIES: Ber. d. Freiburger Naturf. Ges. Aug. 1894 — Z. Psychol. 9, 81 (1895).

² Ann. d'Ocul. Nov. 1894.

Hiermit war denn die uns beschäftigende Anschauung wenigstens mit einer gewissen Anzahl der wichtigsten physiologischen Tatsachen in Verbindung gebracht und auf eine breitere und sichere Grundlage gestellt. Es ist denn wohl auch kein Zufall, daß erst von diesem Zeitpunkt ab die Lehre von der Doppel-funktion des Auges ausgedehnte Beachtung und Berücksichtigung fand.

Nachdem die Duplizitätstheorie aufgestellt und unter Heranziehung der wichtigsten Tatsachen entwickelt und begründet worden war, hat sie im weiteren Verlaufe den Gegenstand zahlreicher Erörterungen abgegeben. Über diese einen erschöpfenden oder auch nur einen das Wichtigste berücksichtigenden Überblick zu geben, ist selbstverständlich hier nicht der Ort. Was meines Erachtens gegenwärtig für die Beurteilung der Theorie von erheblicher Bedeutung ist, ist in der obigen Darlegung an den einschlägigen Stellen berücksichtigt worden. Daß HERING und der Hauptvertreter seiner Schule, v. HESS, die Theorie mit scharfer Ablehnung bekämpft haben, wurde vorhin schon erwähnt. Wer sich für diese Phase literarischer Entwicklung interessiert, möge von der letzten zusammenfassenden Darstellung von v. HESS¹ und von meiner Kritik derselben² Kenntnis nehmen.

Den Anteil, den einerseits PARINAUD, andererseits meine Schüler und ich an der Duplizitätstheorie haben, gegeneinander abzuwägen, wie das nicht selten geschehen ist, erscheint mir ziemlich gegenstandslos.

Fragt man lediglich nach der „Priorität“ im gewöhnlichen Sinne, so ist zu betonen, daß der entscheidende Gedanke mindestens dreimal unabhängig gefunden und entwickelt worden ist, von M. SCHULTZE 1868, von PARINAUD 1881 und von mir 1894. Aber wenn irgendwo, so zeigt sich hier, daß es doch nicht allein, ja wohl nicht einmal in erster Linie auf diese rein zeitlichen Verhältnisse ankommt, sondern vor allem auch darauf, wie weit der Zusammenhang eines Gedankens mit diesen oder jenen Gruppen von Tatsachen, wie weit seine Tragweite bemerkt und erfaßt, wie weit es gelingt, ihn auf eine sichere Grundlage zu stellen.

Betrachtet man die Dinge unter diesem Gesichtspunkte, so leuchtet ein, einen wie großen Fortschritt schon die ersten auf physiologische und pathologische Tatsachen gestützten Arbeiten PARINAUDS gegenüber der allein von vergleichend-anatomischen Tatsachen ausgehenden Anregung M. SCHULTZES darstellen. Aber es läßt sich doch auch nicht bestreiten, daß auch die Arbeiten des französischen Ophthalmologen, sogar einschließlich seiner umfangreicheren Veröffentlichung aus dem Jahre 1895 noch sehr unfertig und fragmentarisch sind. Ich möchte namentlich betonen, daß so ziemlich alles, was PARINAUD hier mitteilt, durch die Beobachtungen von HERING und HILLEBRAND bereits bekannt, aber auf eine Reihe von Besonderheiten in der Natur der schwarzweißen Sehsubstanz bezogen worden war. Gewiß können wir jetzt sagen, daß PARINAUD mit glücklichem Blick die allein befriedigende Deutung gefunden hat. Immerhin erschien die HERINGsche Deutung zunächst, wenn auch, wie erwähnt, in vielen Hinsichten wenig wahrscheinlich, doch, solange es sich nur um diese Tatsache handelte, noch durchführbar, wie ja auch in weiten Kreisen noch lange an ihr festgehalten worden ist. Erst durch die Ausdehnung der Untersuchung auf die Dichromaten wurde die entscheidende Tatsache der Dämmerungsungleichheit tagesgleicher Lichter völlig außer Zweifel gestellt, erst durch die Untersuchung des Sehens mit den äußersten Randteilen der Netzhaut, der Minimalfeldhelligkeiten u. a. wurde die Lehre von der spezifischen Helligkeit der Farben als unhaltbar dargetan. Auf einen Teil dieser Dinge konnte ich schon in meinen ersten den Gegenstand betreffenden Ver-

¹ HESS: Farbenlehre. Erg. Physiol. 20.

² v. KRIES: Klin. Mbl. Augenheilk. 70, 577 (1923).

öffentlichungen hinweisen. Der größere Teil ist im Laufe des folgenden Jahrzehnts in einer Reihe von Untersuchungen verfolgt wurden, die sich naturgemäß zu einem systematisch geordneten Ganzen abschlossen. Wenn die Theorie zur Zeit vorzugsweise mit meinem Namen in Verbindung gebracht wird, so erscheint mir das aus den erwähnten Gründen nicht unberechtigt. Aber es würde mir gleichermaßen verkehrt erscheinen, von einer KRIESSchen Theorie schlechtweg wie von einer M. SCHULTZESchen oder von einer PARINAUDSchen zu reden. Man denke zum Vergleich nur etwa an HERINGS Theorie der Gegenfarben. Die Lehre von den vier Hauptfarben hat er, trotz älterer Anklänge, dann doch in wesentlich neuer Weise entwickelt, auf die bestimmte physiologische Grundlage der *D*- und *A*-Vorgänge gestellt und auf fast alle Gebiete der Gesichtsempfindungen in systematischer Durcharbeitung anzuwenden versucht. So müssen wir denn alles, was wir der ganzen Lehre an Belehrung und Förderung danken, aber auch alles, was sie an Täuschungen und Irreführungen mit sich gebracht hat, unbedingt ihm zurechnen. Die Duplizitätstheorie stellt einen Gedanken dar, bei dessen Auffindung, Entwicklung und Durcharbeitung eine Anzahl von Forschern mitgewirkt haben, mit Anteilen, die sich weder scharf trennen, noch ihrem Werte nach gegeneinander abwägen lassen.

Dämmerungstiere.

Von

R. HESSE

Berlin.

Mit 6 Abbildungen.

Im völligen Dunkel ist naturgemäß ein Sehen unmöglich. Dementsprechend sind bei den Höhlentieren die Augen mehr oder weniger weit zurückgebildet; Höhlenplanarien, Höhlenschnecken und Höhlenarthropoden sind augenlos oder haben nur noch Reste von Sehorganen, und auch bei den Wirbeltieren der Höhlen, Fischen (z. B. *Amblyopsis*) und Schwanzlurchen (z. B. *Proteus*, *Typhlomolge*) sind die Rudimente der Augen funktionsunfähig.

Wo aber den Tieren auch nur geringe Lichtmengen geboten sind, ist eine Orientierung mit den Augen möglich. Aber sie ist erschwert, und es sind besondere Abänderungen am Sehorgan nötig, die, durch erhöhte Ausnutzung des vorhandenen Lichtes, ein Sehen im Dämmerlicht ermöglichen. Unter solchen Bedingungen leben viele Wassertiere und unter den Lufttieren die Nachttiere. Im Wasser nimmt die Lichtstärke teils durch Reflexion an der Wasseroberfläche, vor allem aber durch Absorption der Lichtstrahlen durch das Wasser, schnell ab. Schon in 1 m Tiefe ist nur noch die Hälfte der einfallenden Lichtmenge vorhanden, unter 100 m reicht im Meere (und noch früher im Süßwasser) das Licht für die Assimilation der Pflanzen nicht mehr aus. An empfindlichen photographischen Platten lassen sich in subtropischen Meeren noch in 1000 m Tiefe geringe Lichtwirkungen erkennen; ob diese freilich noch für die Erregung von Sehorganen genügen, das wissen wir nicht. In 1700 m Tiefe ist auch mit Hilfe photographischer Platten kein Licht mehr nachweisbar — wohl aber gibt es dort noch Tiere mit Augen, die vielleicht durch organismisches Licht (Leuchten von Meerestieren) erregt werden. — Andererseits ist ja die Sonnenbestrahlung periodisch unterbrochen, und viele Tiere sind im Konkurrenzkampf dazu übergegangen, das helle Tageslicht zu meiden und nur unter dem Schutze der Nacht ihren Lebensverrichtungen nachzugehen, wodurch sie sich der direkten Besonnung und der damit verbundenen Vertrocknungsgefahr entziehen (wie Regenwürmer, Schnecken, manche Insekten) oder gegen ihre im Tageslicht herum-schweifenden Feinde gesichert sind, oder, als Fleischfresser, unter den Dämmerungstieren ihre Beute finden. Alle diese Tiere, mögen sie ständig im schwachen Licht leben, wie die Bewohner des tieferen Wassers, oder mögen sie nur abends und nachts herum-schweifen, sollen als Dämmerungstiere zusammengefaßt werden. Für manche dieser Dämmerungstiere ist allerdings das Sehorgan für die Orientierung von geringer Bedeutung (Würmer, Schnecken); für viele andere aber, vor allem für viele Arthropoden, Tintenfische und Wirbeltiere, ist es lebenswichtig und zeigt in anatomischer und physiologischer Beziehung auffällige Besonderheiten.

Die „Anpassungen“ der Sehorgane an das Sehen im schwachen Licht gehen nach verschiedener Richtung. Das Wichtigste für die Erreichung möglichst lichtstarker Bilder ist die Vergrößerung des Strahlenbündels, das von einem leuchtenden Punkte in das Auge gelangt. Eine nicht geringe Nebenbedeutung kommt dem Tapetum zu, das den Reiz verstärkt, indem es das Licht nach Durchgang durch die rezipierenden Elemente reflektiert und so zum zweitenmal in jene Elemente hineinleitet. Schließlich scheint bei Dämmerungstieren die Reizschwelle in den rezipierenden Elementen herabgesetzt zu sein.

Es ist schon früher besprochen worden, in welcher Weise bei den Komplexaugen der Arthropoden die Lichtstärke des Bildes gesteigert wird: im einfacheren Falle mit beschränktem Erfolg durch Verlängerung der Ommen und damit Vergrößerung der Einzellinsen, wirksamer durch die Einrichtungen des Superpositionsauges, wo die von einem Lichtpunkte ausgehenden Strahlen zum zugeordneten Rhabdom nicht bloß durch den zugeordneten lichtbrechenden Apparat, sondern auch durch diejenigen der Nachbarommen hingeleitet werden. Superpositionsaugen finden sich einerseits bei wasserbewohnenden Arthropoden (höheren Krebsen, Schwimmkäfern), andererseits bei Dämmerungsinsekten (Nachtschmetterlingen, vielen Käfern). Auch ein Tapetum ist in den Augen der Krebse und Insekten nicht selten vorhanden. Bei den Krebsen besteht es aus feinen Kryställchen; bei den Insekten dagegen wird es durch Tracheen gebildet, die das Licht ebenso wie jene reflektieren. Ein Tracheentapetum ist hauptsächlich aus dem Auge der Nachtschmetterlinge bekannt, kommt aber zuweilen auch bei Tagtieren vor, z. B. bei der Libelle *Aeschna*. Ob die Erregbarkeit der Rhabdome im Superpositionsauge gesteigert sei, läßt sich nicht entscheiden.

Bei den Kameraaugen der Wirbeltiere und Tintenfische besteht das nächstliegende Mittel, um mehr Licht in das Auge einzulassen, in einer Vergrößerung des Durchmessers von Cornea und Linse und verringerter Abblendung der Randstrahlen durch die Iris. Bei manchen Fischen ist die Pupille bei nicht zu grellem Licht sogar so weit, daß ein Teil des Linsenrandes frei sichtbar wird und ein aphakischer Raum entsteht, durch den etwas Licht auf die Netzhaut fällt, das die Linse nicht passiert hat.

Im einfachsten Falle geschieht die Vergrößerung von Cornea und Linse derart, daß alle Ausmaße des Auges in gleicher Weise vergrößert werden. Das ist besonders bei Fischen der Fall. Die Fische haben, entsprechend ihrem Aufenthalt in dem lichtarmen Wasser, im allgemeinen größere Augen als gleich große Amphibien. Bei einem Weißfisch (*Leuciscus rutilus*) von 43,5 g Körpergewicht wiegen beide Augen zusammen 0,56 g, bei einem gleich schweren Frosch (*Rana esculenta* ♀) 0,49 g. Bei Fischen aus größeren Tiefen aber haben die Augen besonders hohe Ausmaße und können bei Arten aus 500–600 m Tiefe gewaltig groß werden. Das Auge vom *Pomatomus telescopium* aus den Tiefen des Mittelmeeres (Abb. 215) hat bei einem Exemplar von 48 cm Länge einen Linsendurchmesser von 4,5 cm (BEER); ähnlich ist es bei anderen Tiefseefischen, z. B. *Brama longipinnis*, vielen *Macrurus*-Arten und *Aphanopus carbo*. Auch bei den Cephalopoden sind die Augen verhält-

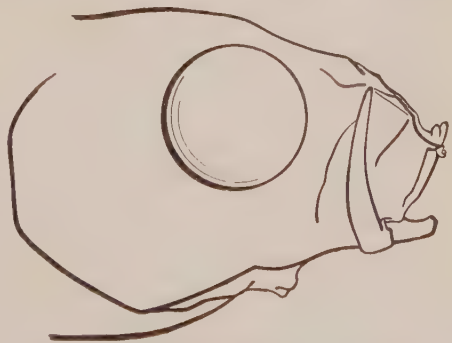


Abb. 215. Kopf des Tiefseefisches *Pomatomus telescopium*. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

nismäßig groß, schon in mäßigen Tiefen. In dieser Gruppe kommen sowohl die relativ als auch die absolut größten Augen vor. Bei kleinen Stücken von

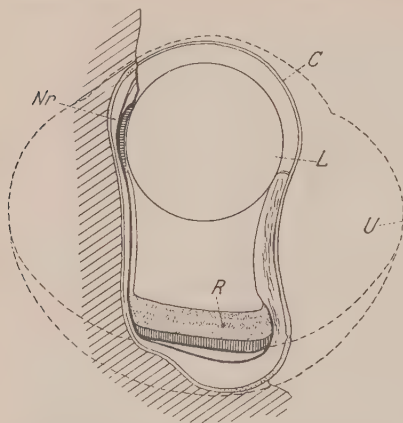


Abb. 216. Teleskopauge des Tiefseefisches *Argyropelecus*, im Medianschnitt, in den Umriss *U* eines gewöhnlichen Fischeauges gleich groß mit Linse eingezeichnet. *C* Cornea, *L* Linse, *R* Retina, *Nr* Nebenretina. (Kombiniert nach BRAUER und FRANZ).

größert, und die Netzhaut hat den entsprechend vergrößerten Abstand von der Linse; aber der Augapfel ist walzenförmig geworden, und die Netzhaut bildet

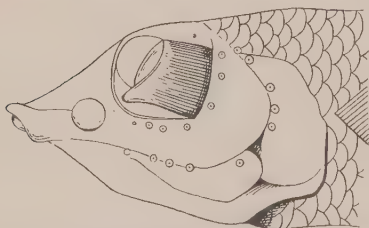


Abb. 217. Kopf des Tiefseefisches *Winteria telescopa*. (Nach A. BRAUER¹.)

(Abb. 217). Solche Augen finden sich in der Tat nur bei kleinen Fischen; der größte von ihnen, *Gigantura chuni*, erreicht 12 cm Länge; die meisten sind viel kleiner.



Abb. 218. Auge des Uhus (*Bubo bubo*) im Medianschnitt, $\frac{3}{4}$ nat. Gr. (Nach SOEMMERING.)

bei der etwas größeren Rabenkrähe (*Corvus corone*) betragen diese Werte 8 bzw. 4,9 mm; die Linse des Käuzchens (*Athene noctua*) mißt 9 mm im Durchmesser,

Sepiola rondeletti kann das Gewicht beider Augen zusammen ein Viertel des Körpergewichts betragen. Bei den im tiefen Wasser lebenden Riesencephalopoden aber, die nur gelegentlich an die Oberfläche kommen und uns hauptsächlich aus gestrandeten Stücken bekannt sind, haben die Augen geradezu monströse Größe; ein an der Küste von Island gestrandetes Stück, dessen Arme 10 m lang waren, hatte Augen von 37 cm Durchmesser.

Eine solche Vergrößerung der ganzen Augen ist jedoch nur bei großen Tieren angängig; bei kleinen Arten würde sie zu einem unverhältnismäßig großen Materialaufwand und zu einer unförmlichen, beschwerenden Vergrößerung des Kopfes führen. Ein Einhalten erträglicher Größenverhältnisse wird in den sog. Teleskopaugen erreicht. Hier sind Linse und Cornea ver-

größert, und die Netzhaut hat den entsprechend vergrößerten Abstand von der Linse; aber der Augapfel ist walzenförmig geworden, und die Netzhaut bildet den Boden einer von den Seitenwänden gebildeten Röhre. Das ganze Auge ist gleichsam ein zylindrischer Ausschnitt aus einem normalen Fischeauge (Abb. 216). Die genügende Helligkeit der Bilder (infolge großen Durchmessers von Cornea und Linse) wird dadurch erkaufte, daß die Netzhaut verkleinert und damit die Größe des Gesichtsfeldes verringert wird. Indem diese Teleskopaugen sich mit ihrer Längsachse dem Fischkopf anlegen, bleibt die Vergrößerung des Kopfes in mäßigen Grenzen

In ähnlicher Weise ist bei den Eulen eine zu gewaltige Vergrößerung der Augen durch Umbildung zu Teleskopaugen vermieden (Abb. 4). Die auffällige Dicke des Kopfes der Eulen ist ja eine Folge der bedeutenden Größe ihrer Augen. Darin übertreffen sie andere Vögel bei weitem. Beim Waldkauz (*Strix aluco*) z. B. beträgt das Gewicht beider Augen $\frac{1}{32}$ des Körpergewichts; bei anderen, gleich großen Vögeln macht es etwa $\frac{1}{90}$ aus. Die Linse des Eulenauges ist wesentlich größer als bei gleich großen anderen Vögeln. Bei der Waldohreule (*Asio otus*) hat die Linse einen Durchmesser von 11,5, eine Achse von 9 mm;

¹ BRAUER, A.: Die Tiefseefische II, in Erg. D. Tiefsee-Exped. 15 (1908).

6 in der Achse, die des etwas gleich großen Hähers (*Garrulus glandarius*) nur 6,6 bzw. 4,2 mm (RABL¹).

Bei Lufttieren gibt es noch eine andere Möglichkeit, trotz Vergrößerung des Linsendurchmessers die Gesamtausmaße des Auges klein zu halten, nämlich stärkere Wölbung von Cornea und Linse. Dadurch wird die Brechkraft des lichtbrechenden Apparats erhöht und sein Brennpunkt an die Hinterfläche der Linse herangerückt; unter Verkleinerung des Glaskörpers liegt dann die Netzhaut sehr nahe an der Linse (Abb. 219 A). Bei Fischen ist eine Steigerung der Brechkraft des lichtbrechenden Apparates nicht möglich. In dem dichteren

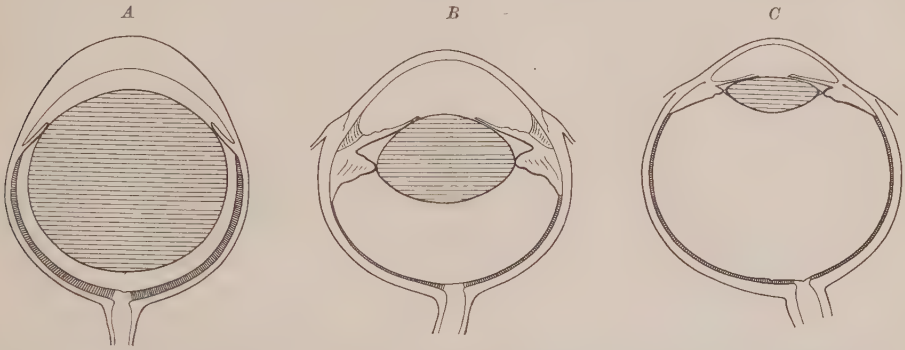


Abb. 219. Augen von der Beutelratte (*Didelphys virginiana*) A, dem Luchs (*Lynx lynx*) B und dem Menschen C, im Medianschnitt, auf gleiche absolute Größe gebracht. Linsen schraffiert. (Nach TREVIRANUS, SOEMMERING und GEGENBAUR).

Medium, dem Wasser, besitzt dieselbe Linse eine geringere Brechkraft als in der Luft, und die Brechkraft der Cornea kommt im Wasser überhaupt kaum in Betracht; deshalb muß die Linse der Wassertiere ohnedies schon maximale Brechkraft besitzen, kugelige Gestalt und stark lichtbrechende Substanz. Zum Sehen in der Luft aber genügt für Tagestiere eine verhältnismäßig flache Linse (Abb. 219 C). Bei Nachttieren aber braucht dann bei Vergrößerung des Cornea- und Linsendurchmessers die Netzhaut nicht entsprechend abgerückt zu werden, wenn gleichzeitig die Wölbung von Cornea und Linse vergrößert wird. Kleine Nachttiere können dann ganz kugelige Linsen haben (Abb. 219 A), wie man sie sonst bei Wassertieren (Fischen, Walen, Robben) findet; bei größeren (Abb. 219 B) ist immerhin die Linsenwölbung größer als beim Tagtier. Der kleine Gecko *Platydictylus mauretanicus* hat etwa die Größe einer mittelgroßen Zauneidechse (*Lacerta agilis*); aber die Linse seines Auges hat einen Durchmesser von 3,47 mm und eine Achse von 3,09 mm gegenüber von 2,09 bzw. 1,51 mm bei *Lacerta* und übertrifft diese an Volumen sicher um das Sechsfache. Auch unter den Säugern besitzen nächtlich lebende Arten verhältnismäßig große Linsen mit starker Wölbung, und zwar im Verhältnis um so größere und gewölbtere, je kleiner die Tiere sind — weil für den Lichteinlaß ja die absolute Größe der Linse in Betracht kommt. Die relativ größten Linsen besitzen bei uns Maus und Ratte; von fremden Tieren sind ihnen viele Halbaffen (*Galago*, *Chiromys*, *Tarsius*, *Lorius*), Beutler (*Caluromys*, Abb. 220, *Didelphys*, Abb. 219 A) und Nager (*Pteromys*) anzuschließen. Die Größe der Linse ist

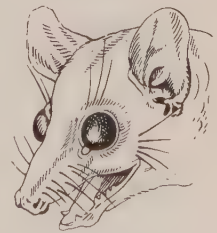


Abb. 220. Kopf der Beutelratte *Caluromys philander*. (Nach CUVIER, Règne animal.)

¹ RABL, CARL: Über den Bau und die Entwicklung der Linse. II in Z. wiss. Zool. 65, 275—367 (1899); III ebenda 67, 1—138 (1900).

hier, bei den kleinen Dämmerungstieren, maßgebend für die Größe des Auges, das bei ihnen verhältnismäßig groß erscheint. Die Linsen von Hase, Kaninchen und Katze haben einen größeren Äquatorialdurchmesser als die des Schweins. Dagegen besitzen so ausgeprägte Tagtiere wie die Primaten die relativ kleinsten Linsen, und unter ihnen wieder die kleinste der Mensch; zugleich ist die Linse des Menschen am flachsten von allen. Während aber hier der große Abstand des Brennpunktes große Bilder auf dem Augenhintergrund entstehen läßt, sind diese dort, wo die Netzhaut an die Linse heranrückt, viel kleiner und daher viel weniger differenziert.

Eine Einrichtung, der für die möglichste Ausnutzung der geringen Lichtmengen zur Erregung der lichtrezipierenden Netzhautelemente eine große Bedeutung zukommt, ist das Tapetum. In histologischer Beziehung verschieden ausgebildet (als Tapetum fibrosum und T. cellulosum), hat es doch funktionell überall den gleichen Wert. Durch die stark reflektierende Fläche des Tapetums wird bewirkt, daß das Licht die Stäbchen und Zapfen, die es beim Einfallen getroffen und erregt hat, nochmals trifft und erregt (HELMHOLTZ), während es in anderen Augen durch das dunkle Pigment von Pigmentepithel und Chorioidea absorbiert wird. Wenn auch die Fläche des Tapetums nicht völlig eben ist, so weist doch schon die Tatsache des „Augenleuchtens“ bei Tapetumtieren darauf hin, daß das Licht in der Hauptsache denselben Weg zurückgeht und daß sich nur ein kleiner Teil desselben im Innern des Auges diffus zerstreut. So findet sich denn bei Dämmerungstieren, und nur bei solchen, das Tapetum in weiter Verbreitung. Den Selachiern, die im allgemeinen Dunkeltiere sind, kommt stets ein solches zu; nur bei dem nahe der Oberfläche lebenden Riesenhai (*Cetorhinus maximus*) fehlt es. Ebenso ist es bei den Stören und anderen Ganoiden vorhanden. Unter den Knochenfischen haben alle Tiefseefische ein Tapetum, außerdem noch manche andere, z. B. Brachsen (*Abramis brama*), Schneider (*Alburnus bipunctatus*) und Blecke (*Blicca björčna*) des Süßwassers, die alle drei eine ausgesprochene Vorliebe für den Grund der Gewässer haben. Von nächtlich lebenden Reptilien haben die Krokodile und manche Schlangen (*Coluber aesculapii*) ein Tapetum. Entsprechend der großen Zahl nächtlich lebender Säuger ist hier auch das Tapetum sehr oft gut ausgebildet. Es findet sich unter den Beutlern bei *Didelphys*, unter den Nagern bei *Pteromys*, bei zahlreichen Huftieren, bei den Cetaceen, bei fast allen Raubtieren und den Robben, bei Flughunden (*Pteropus*), den allermeisten Halbaffen und dem Neuweltaffen *Nyctipithecus trivirgatus*. Es verträgt sich gut mit der oben bezeichneten Funktion des Tapetums, daß es bei vielen Tieren auf den dorsalen Teil der Augen beschränkt ist, zu dem nur die vom Boden reflektierten Strahlen gelangen, während es fehlt in der ventralen Hälfte des Auges, die ihr Licht direkt von oben erhält. Eine solche Anordnung ist bekannt u. a. vom Brachsen, von *Didelphys*, von manchen Huftieren (Zebra, *Tragulus*, *Bos indicus*, *Cervus porcinus*), von den katzenartigen Raubtieren und dem Schakal *Canis mesomelas*; beim Finwal (*Balaenoptera physalus*) ist es dorsal wesentlich stärker ausgebildet als ventral.

Schließlich finden wir bei den dämmerungsliebenden Wirbeltieren leichter erregbare Rezeptoren als bei den Tagtieren. Wir folgern aus Untersuchungen am menschlichen Auge, daß „unser gesamtes Sehen eine Kombination zweier Sehweisen ist“, des Tagessehens und des Dämmerungssehens (v. KRIES). Tagessehen ist nur bei verhältnismäßig hoher Lichtintensität möglich, Dämmerungssehen auch bei geringen Lichtstärken. Es liegt nahe, die zweierlei Rezeptoren der menschlichen Netzhaut, Zapfen und Stäbchen, mit diesen zweierlei Seharten in Beziehung zu setzen. Das Dunkelsehen fehlt im Zentrum der Netzhaut, und man schreibt es daher den zentral fehlenden Rezeptoren, den Stäbchen, zu,

während man die Zapfen als Träger des Tagessehens betrachtet. Eine wesentliche Stütze dieser Theorie ist es, daß bei den Dämmerungstieren die Stäbchen durchaus überwiegen, ja oft allein vorhanden sind (M. SCHULTZE). So sind bei Fischen, die in größeren Tiefen als 300 m leben, stets nur Stäbchen in der Netzhaut vorhanden (A. BRAUER); ebenso ist es bei den Selachiern und dem Aal. Das Auge der Blindwühle *Ichthyophis*, die unterirdisch in Erdlöchern lebt, scheint nur Stäbchen zu besitzen (ENGELHARDT). Die Netzhaut des Gecko enthält nur Stäbchen und ist ganz frei von Zapfen (DETWILER). Die Eulen haben überwiegend Stäbchen neben wenigen Zapfen, während bei den Tagvögeln eine fast reine Zapfenretina vorhanden ist. In der Reihe der Säuger fehlen die Zapfen ganz beim Igel und Maulwurf, bei den Walen, bei Fledermäusen und Flughunden und beim Nachtaffen *Nyctipithecus*. Die Stäbchen überwiegen neben einigen rudimentären Zapfen bei Maus, Ratte, Siebenschläfer und Meerschweinchen. Die Katze besitzt zweifellos Zapfen, aber diese sind klein, schmal und wenig zahlreich und stehen nur in der Achse dichter.

Die Erregbarkeit der Stäbchen durch geringe Lichtmengen bringt es mit sich, daß sie durch starkes Licht übermäßig gereizt und zeitweise funktionsunfähig gemacht werden. Deshalb ist es von Wichtigkeit, daß bei Tieren, die sowohl im Dämmerlichte wie am Tage sehen müssen, die Iris einen sehr großen Bewegungsspielraum hat, daß sie sich in schwachem Licht stark erweitern, in hellem Licht auf eine kleine Öffnung zusammenziehen kann. Bei Nachttieren ist sie häufig längsoval mit senkrechter längerer Achse und schließt sich im hellen Licht zu einem engen Spalt, so beim Gecko, der Kreuzotter, der Katze u. a. Besonders bemerkenswert ist die außerordentliche Beweglichkeit der Iris beim Pinguin und bei dem kalifornischen Seelöwen (*Otaria jubata*), die als Tauchtiere beide auf das Sehen im Wasser eingestellt sind; sie können ihre Pupille geradezu zu einem Punkt verkleinern.

Farbenunterscheidungsvermögen der Tiere.

Von

ALFRED KÜHN

Göttingen.

Mit 18 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

BUDDENBROCK, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie S. 79—91. Berlin 1925—1928. — CLEMENTS u. LONG: Experimental pollination. Carnegie Inst. Wash., Publ. Nr. 336 (1923) (enthält reiche Literaturangaben). — FRISCH, K. v.: Das Problem des tierischen Farbensinnes. Naturwiss. **1923**, 470—476. — GRABER, V.: Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere. Prag u. Leipzig 1884. — HESS, C.: Gesichtssinn. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **4**, 555—718 (1913). — KNOLL, F.: Insekten und Blumen. I, II (1921); III (1922); IV—VI (1926). Verh. zool.- bot. Ges. Wien **12**. — KÜHN, A.: Farbensinn der Tiere. Tabulae biologicae **6** (1927). — LUBBOCK, J.: Die Sinne und das geistige Leben der Tiere. Leipzig 1889.

Die Fähigkeit, Lichter verschiedener Wellenlänge qualitativ, d. h. nicht nur nach ihrer Helligkeitwirkung, zu unterscheiden, ist in der Tierwelt weit verbreitet. Außer bei den Wirbeltieren ist sie bei zahlreichen Gliedertieren und bei einzelnen Vertretern anderer Tierstämme nachgewiesen.

C. v. Hess¹, dem wir viele Aufschlüsse über den Lichtsinn der Tiere verdanken, hat mit Zähigkeit daran festgehalten, daß sämtliche Wirbellose und unter den Wirbeltieren die Fische total farbenblind seien. Er stützte diese Auffassung auf die Beobachtung, „daß für Fische und Wirbellose die Kurve der relativen Reizwerte der verschiedenen Lichter des Spektrums mit der Helligkeitskurve für das total farbenblinde Menschaugen übereinstimmen“. Daß der Schluß von der Verteilung der Helligkeitswerte im Spektrum auf Vorhandensein oder Fehlen eines Farbenunterscheidungsvermögens unberechtigt ist, wurde wiederholt betont². Hierzu kommt, daß neuere Untersuchungen gezeigt haben, daß die Verteilung der Helligkeitswerte bei den Wirbellosen keineswegs allgemein mit der des total farbenblinden Menschen übereinstimmt, sondern bei verschiedenen Formen ganz erheblich davon abweicht. Entscheidend aber ist, daß durch verschiedenartige Methoden bei zahlreichen Tierformen ein Farbensinn unmittelbar streng bewiesen werden kann. K. v. FRISCH hat das Verdienst, zuerst für Wirbellose (Bienen, Daphnien) und Fische das Vorhandensein eines Farbenunterscheidungsvermögens sichergestellt zu haben³. Darin, daß die früheren Untersuchungen nicht streng beweisend waren, hatte v. Hess allerdings Recht.

Als *Mittel zur Feststellung* eines Farbenunterscheidungsvermögens⁴ stehen uns nur Reaktionen der Tiere zur Verfügung, die rein reflektorisch oder infolge vorausgegangener Erfahrungen (Dressur) an bestimmte Wellenlängen geknüpft

¹ HESS, C. v.: Über die Entwicklung von Lichtsinn und Farbensinn in der Tierreihe. Verh. Ges. dtsch. Naturforsch. **1913** Methoden zur Untersuchung des Licht- und Farbensinnes sowie des Pupillenspieles. Handb. d. biol. Arbeitsmeth. Abt. V, Teil 6, H. 2 (1921) — Farbenlehre. Erg. Physiol. **20** (1922).

² FRISCH, K. v.: Farbensinn und Formensinn der Biene. Jena 1914 — Zool. Jb., Abt. Physiol., **35** (1914), vgl. auch J. v. KRIES: Zur physiologischen Farbenlehre. Klin. Mbl. Augenheilk. **70** (1923).

³ Vgl. Anm. 2 und die S. 723 (Anm. 2) angeführten Arbeiten.

⁴ In Vorbereitung befindet sich eine Darstellung der Untersuchungsmethoden der vergleichenden Physiologie des Farbensinnes für das Handb. d. ges. Augenheilk. v. GRAEFE-SÄEMISCH-AXENFELD (2) durch den Verfasser dieses Artikels.

sind und durch keine Intensität unzerlegten Lichtes oder beliebiger anderer Wellenlängen ausgelöst werden können.

Unter den *Wirbeltieren* besitzen sicher *Säugetiere*, *Vögel* und *Fische* ein Farbenunterscheidungsvermögen, das dem Farbensinn des normal farhentüchtigen Menschen im allgemeinen ähnlich ist, wenn auch im einzelnen Abweichungen vorhanden sind.

Der Farbensinn der *Säugetiere*, der durch Dressurversuche¹ bei einigen Formen (vor allem bei Affen, weniger streng bei Hunden, Katzen, Eichhörnchen) geprüft wurde, unterscheidet anscheinend dieselben Qualitäten wie der des Menschen. Der *spektrale Sichtbarkeitsbereich* geht auf der langwelligen wie auf der kurzwelligen Seite bei Affen gleich weit wie bei uns, wie sich zeigt, wenn man den Tieren Futter in spektraler Beleuchtung bietet². Die pupillomotorischen Reizwerte der Farben sowie die Wechselverengerung beim Wechsel verschieden farbiger Lichter gleicher Helligkeitswirkung stimmen bei Affen weitgehend mit den Verhältnissen beim normal farhentüchtigen Menschen überein; bei Hund, Katze, Kaninchen nähern sich die Pupillenreaktionen mehr jenen des total farbenblinden Menschen, sind aber auch von diesen in charakteristischer Weise verschieden. Vermutlich erscheinen diesen Tieren die Farben *weniger gesättigt* als dem Affen und dem Menschen³.

Daß *Tagvögel* Farben unterscheiden, ist durch Dressurversuche festgestellt⁴: Reiskörner werden mit Pigmenten in verschiedenen, teils gesättigten, teils mehr oder weniger stark mit weiß, grau und schwarz verhüllten Farbtönen oder in verschiedenen Grauhelligkeiten gefärbt. Die Körner einer Farbe, z. B. die gelblichroten, werden festgeklebt, die anderen lose dazwischen gestreut. Hühner lernen durch vergebliches Picken an den festgeklebten Körnern rasch, alle vorwiegend roten Körner unberührt zu lassen, auch wenn sie nun lose aufgestreut werden. Auch im Spektrum werden die im Rot und Gelbrod liegenden Körner gemieden.

Auch die Erscheinung des *simultanen Farbenkontrastes* läßt sich bei *Vögeln* durch die Klebmethode nachweisen⁵: Hühner werden dressiert, Reiskörner von überflogten grünen Papieren auf grauer Unterlage zu picken, indem nur auf diesen die Körner lose aufliegen, während sie auf allen anderen Farbpapieren festgeklebt sind. Wenn die Dressur gelungen ist, werden den Tieren außer den grünen Papieren auf grauem Grund auch überflogte graue Papiere auf rotem Grund vorgelegt. Die Hühner picken von diesen ebenso wie von den grünen Papieren, während andere Farben sowie Grau auf Grau von verschiedener Helligkeit nicht berücksichtigt werden. In entsprechender Weise läßt sich auch die Reaktion auf Blau und Gelb als Kontrastfarbe feststellen.

¹ NAGEL, W.: Farbensinn des Hundes. Zbl. Physiol. **27** (1907). — SAMOILOFF u. PHEOPHILAKTOWA: Farbwahrnehmung beim Hunde. Zbl. Physiol. **21** (1907). — COLVIN, STEPHEN u. BURFORD: Color perception of three dogs, a cat and a squirrel. Psychologic. Rev. Psychologic. Monogr. **11**, 1 (1909). — KÖHLER, W.: Nachweis einfacher Strukturfunktionen bei Schimpansen und beim Haushuhn. Neue Methode zur Untersuchung des bunten Farbensystems. Abh. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **2** (1918). — BIERENS DE HAAN, J. A.: Experiments on vision in monkeys. I. The coloursense of the Pig-tailed Macaque (*Nemestrinus nemestrinus* L.). J. comp. Psychol. **5** (1926).

² HESS, C. v.: Gesichtssinn. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **4** (1913).

³ HESS, C. v.: Messende Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Pupillenspiegels. Graefes Arch. **90** (1915) — vgl. auch C. v. HESS: (1921) S. 359ff. Zitiert auf S. 720, Anm. 1.

⁴ KATZ, D., u. G. RÉVÉSZ: Experimentell-psychologische Untersuchungen an Hühnern. Z. Psychol. **50** (1909). — v. HESS, C.: Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Pflügers Arch. **142** (1911); s. auch v. HESS (1921, 1922) S. 720, Anm. 1.

⁵ RÉVÉSZ, G.: Tierpsychologische Untersuchungen (Versuche an Hühnern). Z. Psychol. **87** (1921).

Eine nicht unerhebliche Abweichung vom Menschen zeigen Tagvögel¹ bei der Prüfung der Futtersichtbarkeit in spektralem Licht und bei pupillokopischer Untersuchung darin, daß sie für *Blau und Violett viel weniger empfindlich* sind als der Mensch, während ihre Empfindlichkeit für Gelb etwa ebenso groß und für Rot sogar noch erheblich größer ist als die des Menschen (Abb. 221). Sie sehen

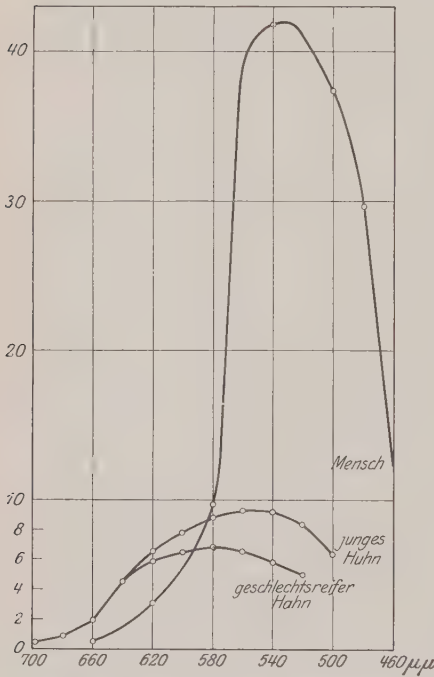


Abb. 221. Empfindlichkeit helladaptierter junger und geschlechtsreifer Hühner und des helladaptierten Menschen für Spektrallichter. Abszisse: Wellenlänge, Ordinate: Empfindlichkeit (= 1/Schwellenwert der Intensität) · 1000. (Nach HONIGMANN, 1921.)

die Umgebung etwa so, wie sie uns durch ein rötlichgelbes Filter erscheint; ein leuchtendes Blau verliert an Sättigung und sieht blaugrau aus. Diese relative Unterempfindlichkeit für kurzwelliges Licht beruht darauf, daß im Vogelaug vor die empfindliche Schicht der Sehzellen ein Lichtfilter in Gestalt roter und gelber Ölkugeln vorgelagert ist². Ein Beweis für diese physiologische Wirkung der Ölkugeln liegt darin, daß junge Hühner noch wesentlich empfindlicher für blaues Licht sind als alte (Abb. 221), und ganz entsprechend die Ölkugeln der jungen Tiere noch nicht so stark gelb gefärbt sind wie die der ausgewachsenen.

Unter den *Reptilien* zeigen die *Schildkröten*³, mit der Methode der Futtersichtbarkeit geprüft, eine ähnliche Verkürzung des Spektrums am kurzwelligen Ende wie die Tagvögel, mit denen sie auch den Besitz farbiger Ölkugeln in der Netzhaut teilen. Bei *Krokodilen*⁴, denen die farbigen Ölkugeln fehlen, entsprechen die pupillomotorischen Reizwerte mehr denen der Säugetiere als denen der Tagvögel. Bei *Amphibien* reicht das sichtbare Spektrum anscheinend genau soweit wie beim Menschen³. Versuche, die ein Farbenunterscheidungsvermögen bei Reptilien und Amphibien unmittelbar beweisen (Dressurversuche), fehlen noch.

Daß auch die *Fische* einen sehr wohlentwickelten Farbensinn besitzen, ist auf verschiedenen Wegen sichergestellt worden: durch Versuche über Anpassung der Körperfarbe an den Untergrund und durch Dressurversuche. Während noch

¹ HESS, C. v.: Untersuchungen über das Sehen und über die Pupillenreaktion von Tag- und von Nachtvögeln. Arch. Augenheilk. **59** (1908) — Der Farbensinn der Vögel und die Lehre von den Schmuckfarben. Pflügers Arch. **166** (1917). — HENNING, H.: Optische Versuche an Vögeln und Schildkröten über die Bedeutung der roten Ölkugeln im Auge. Pflügers Arch. **178** (1920). — HONIGMANN, H.: Untersuchungen über Lichtempfindlichkeit und Adaptierung des Vogelauges. Pflügers Arch. **189** (1921). — RIEKEL, A.: Psychologische Untersuchungen an Hühnern. Z. Psychol. **89** (1922). — LAURENS, H.: Studies on the relative physiological value of spectral lights. III. The pupillomotor effects of wave-lengths of equal energy content. Amer. J. Physiol. **64** (1923). — ERHARD, H.: Messende Untersuchungen über den Farbensinn der Vögel. Zool. Jb. Abt. Physiol. **41** (1924). — BLÄSSER, A.: Die partielle relative Farbenblindheit der Hühner. Zool. Jb. Abt. Physiol. **43** (1926).

² WÄELCHLI, G.: Mikrospektroskopische Untersuchungen der gefärbten Kugeln in der Retina von Vögeln. Arch. f. Ophthalmol. II (1881) — Zur Topographie der gefärbten Kugeln in der Vogelnethaut. Graefes Arch. **29**, Abt. 3 (1883).

³ HESS, C. v.: Untersuchungen über den Lichtsinn bei Reptilien und Amphibien. Pflügers Arch. **132**, 255—295 (1910).

⁴ LAURENS, H., s. Anm. 1.

vor kurzem der Farbensinn der Fische heftig bestritten wurde¹, ist er heute genauer bekannt, als der irgendeiner anderen Wirbeltiergruppe.

Die *Anpassung der Körperfarbe* an den Untergrund beruht auf einer Gestaltveränderung von schwarzen, gelben, roten u. a. Pigmentzellen der Haut; sie wird durch die Augen und das Nervensystem vermittelt. *Phoxinus laevis* (Ellritze) paßt sich sowohl an die Helligkeit wie an den Farbton des Untergrundes an². Die *Helligkeitsanpassung* vollzieht sich in wenigen Sekunden, eine *Farbanpassung* viel langsamer; sie ist erst nach einigen Stunden vollendet. Mit Hilfe der rasch verlaufenden Reaktion der Helligkeitsanpassung läßt sich aus einer Serie grauer Papiere, die in feiner Abstufung von schwarz bis weiß führen, dasjenige Grau heraussuchen, das dieselbe Helligkeitswirkung wie ein bestimmtes farbiges Papier hat. Wechselweises Versetzen von dem einen zum anderen Untergrund hat in diesem Falle keine Helligkeitsänderung zur Folge, wohl aber eine Farbenänderung: Versetzt man den Fisch von dem Grau auf das ihm gleich hell erscheinende Gelb, so färbt er sich gelb und zeigt damit, daß das Gelb nicht nur einen Helligkeits-, sondern auch einen Farbwert für ihn hat. In viel ausgiebigerem Maß als die Ellritze passen sich Schollen an die Farbe des Untergrundes an³. Sie bringen in einer verblüffenden Weise ihre Körperfärbung mit rotem, gelbem, grünem und blauem Untergrund in Übereinstimmung, die nur durch einen wohlentwickelten Farbensinn zu erklären ist.

Dressurversuche bestätigen das Vorhandensein eines Farbensinnes bei den Fischen und geben über seine Natur noch genaueren Aufschluß. Werden die Fische daran gewöhnt, nur in einem *Näpfchen von bestimmter Farbe*⁴ Futter zu erhalten, so finden sie die *Dressurfarbe trotz verschiedener Helligkeit* unter den verschiedensten Graustufen und anderen Farben verschiedener Helligkeit heraus. Ja selbst in Mischfarben wird die Qualität der Dressurfarbe erkannt. Die eindeutigsten und weitestgehenden Ergebnisse liefert die *Dressur auf spektrale Lichter*⁵: Die Fische (Ellritzen, Stichlinge) erhalten Futter an der Spitze eines Stabes, der vor einem dunkeln Hintergrund mit einem schmalen Spektralausschnitt beleuchtet wird. Um die Bewegung des Stabes von der Willkür des Beobachters unabhängig zu machen, wird jener durch ein Uhrwerk bis zum Wasserspiegel heruntergelassen. Bietet man dem so dressierten Fisch den Stab in der Dressurfarbe ohne Futter, so schnappt er heftig nach der Stabspitze. Er reagiert dabei nicht nur auf die Lichtintensität, bei der er gefüttert wurde, sondern auch auf alle *geringeren Intensitäten der Dressurwellenlänge*, bis die Intensität so weit gesunken ist, daß auch unser Auge eine Färbung nicht mehr feststellen kann. Beim Violett geht das Wahrnehmungsvermögen des Fisches für die Farbe zu bedeutend niedrigeren Intensitäten als das des menschlichen

¹ HESS, C. v.: Untersuchungen zur Physiologie des Gesichtssinnes der Fische. Z. Biol. **63** (1914) sowie die S. 720, Anm. I, angeführten Arbeiten.

² FRISCH, K. v.: Über farbige Anpassung bei Fischen. Zool. Jb. Abt. Physiol. **32** (1912) — Sind die Fische farbenblind? Ebenda Abt. Physiol. **33** (1912) — Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische. Ebenda Abt. Physiol. **34** (1913) — Versuche und Bemerkungen zu SCHEUERMANN'S Hypothese von der Farbenanpassung „total farbenblinder“ Fische. Z. Biol. **80** (1924).

³ MAST, S. O.: Changes in shade, color and pattern in fishes. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **1** (1915) — Bull. Bureau of fisheries, Wash. **34** (1916).

⁴ FRISCH, K. v.: Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische. Zool. Jb. Abt. Physiol. **34** (1913). — REEVES, C. D.: Discrimination of light of different wave-lengths by fish. Behavior monogr. **4**, 101 (1919). — WHITE, G. M.: Association and color discrimination in mudminnows and sticklebacks. J. of exper. Zool. **26**, 443 (1919). — BURKAMP, W.: Versuche über das Farbenwiedererkennen der Fische. Z. Sinnesphysiol. **55** (1923).

⁵ SCHIEMENZ, F.: Über den Farbensinn der Fische. Z. vergl. Physiol. **1** (1924). — WOLFF, H.: Farbenunterscheidungsvermögen der Ellritze. Z. vgl. Physiol. **3**, (1925).

Auges; der *Helligkeitswert des kurzwelligen Lichtes ist für das Fischeauge höher* als für unser Auge. Die Empfindlichkeit des Fischeauges erstreckt sich in Strahlungsbereiche von kürzerer Wellenlänge als die des Menschauges: Wird der Futterstab mit der Linie 365 $\mu\mu$ eines Quecksilberspektrums bestrahlt, so läßt sich der Fisch leicht auf dieses *ultraviolette Licht* dressieren.

Die Fische unterscheiden Rot, Gelb, Grün, Blau, Violett und Ultraviolett qualitativ. Projiziert man ein kontinuierliches Spektrum auf eine Wand ihres Behälters über dem Wasserspiegel (ohne Stab und Futter), so schwimmen die Fische sofort an die Stelle, wo sich die Dressurfarbe befindet, und schnappen dort lebhaft in die Luft. Wird das Spektrum verschoben, so folgen sie der Dressurfarbe, ohne eine andere Spektralfarbe zu berücksichtigen. Verringert man die Intensität der Spektralfarben, so schnappt der Fisch doch nur bei seiner Dressurfarbe,

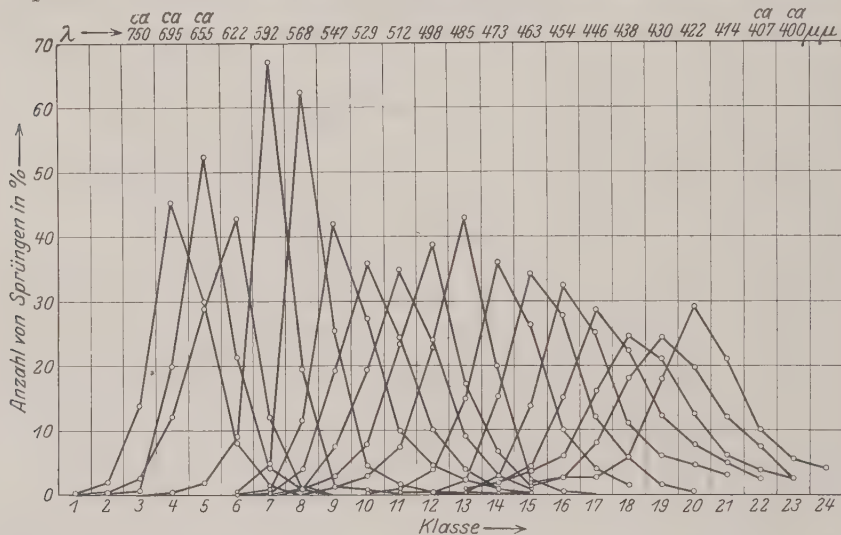


Abb. 222. Farbenunterscheidungsvermögen der Ellritze. Prüfungskurven = Frequenzkurven der Reaktion auf die Stufen einer Spektralleiter (Klassen 1–24) nach Dressur auf die einzelnen Ausschnitte der Leiter. Die höchste Frequenz trifft stets mit der Dressurwellenlänge zusammen. Abszissen: Stufen der Spektralleiter (Klassen), oben angegebene Zahlen = abgerundete mittlere Wellenlängen der einzelnen Spektralausschnitte. (Nach WOLFF, 1925).

solange diese überhaupt noch sichtbar ist, nie bei einer anderen Farbe. Die Dressur ist also an einen bestimmten *Farbwert, unabhängig von der Helligkeit*, geknüpft. Dementsprechend reagiert der auf eine bestimmte Spektralfarbe dressierte Fisch auch auf *keine Helligkeit des unzerlegten Lichts*.

Bietet man dem Fisch nicht ein kontinuierliches Spektrum, sondern jeweils nur einen einzelnen Farbstreifen, so schnappt er, wenn er noch nicht lange dressiert und hungrig ist, auch bei den unmittelbar der Dressurfarbe benachbarten Farben; z. B. ein auf Rot dressierter Fisch schnappt auch auf Gelb, ein auf Gelb dressierter auch auf Rot und Grün, ein auf Blau dressierter auch auf Grün und Violett. Die jeweiligen *Nachbarfarben erscheinen dem Fisch einander ähnlich*. Gleichwohl vermag er auch feinere *Farbenabstufungen* zu unterscheiden. Dies zeigen folgende Versuche¹: Aus dem kontinuierlichen Spektrum werden durch ein Blendengitter zahlreiche Streifen von gleicher Breite und gleichem Abstand auf dem Schirm herausgeschnitten. Zur Dressur werden jeweils alle Streifen bis auf einen abgedeckt und auf diesem an wechselnder Stelle gefüttert. Zur Dressurprüfung wird die ganze *Spektralleiter*, ohne Stab und Futter, geboten

¹ WOLFF, H.: Farbenunterscheidungsvermögen der Ellritze. Z. vergl. Physiol. **3** (1925).

und festgestellt, wie häufig der Fisch die einzelnen Streifen anspringt. Die höchste Frequenz erhält jeweils der Streifen mit der Dressurwellenlänge (Abb. 222). Seine Bevorzugung ist auch in dem stark dispergierten kurzwelligen Spektralgebiet, in dem die Unterschiede zwischen den mittleren Wellenlängen benachbarter Streifen weniger als $10 \mu\mu$ betragen, ganz ausgesprochen. Die *Frequenzkurven* zeigen, daß der Grad der Sicherheit, mit dem die einzelnen Farbtöne von den benachbarten Spektralgebieten unterschieden werden, nicht im ganzen Spektrum gleich ist. Die *Empfindlichkeit des Farbenunterscheidungsvermögens in den einzelnen Spektralgebieten*

findet ihren Ausdruck in dem mittleren Fehler der Auswahl der Dressurwellenlänge, also in der Größe der Streuung [Standardabweichung (σ) der Prüfungskurven der einzelnen Dressurstreifen]. In der Kurve der Werte der Standardabweichungen für die einzelnen Stufen der Spektralleiter (Abb. 223) entspricht jeder Gipfel der Kurve einem unempfindlichen Gebiet, während jedes Kurvental ein empfindliches bezeichnet. Wir finden, vom kurzwelligen Ende des für uns sichtbaren Spektrums beginnend, ein erstes Maximum der Empfindlichkeit in der Gegend von $430 \mu\mu$, ein zweites bei $485 \mu\mu$ und ein drittes bei etwa $590 \mu\mu$, dem noch ein weiteres im kurzwelligen Rot zu folgen scheint. Die allgemeine Übereinstimmung der empfindlichen Gebiete mit der Lage entsprechender Gebiete für den Menschen ist augenfällig¹.

Wie für den menschlichen Farbensinn besteht auch für den der *Fische* ein *geschlossener Farbenkreis*: Die Farbtöne des langwelligen Spektralendes erscheinen für den Fisch denen des kurzwelligen Endes ähnlich. Die auf Violett oder Ultraviolett dressierten Fische springen bei der Prüfung mit der Spektralleiter in geringerem Betrage auch im Rot, die auf Rot dressierten am kurzwelligen Ende (Abb. 224).

Es ist auch gelungen, bei Fischen durch Mischung zweier Spektralfarben eine Erregung hervorzurufen, die der Erregung durch unzerlegtes Licht entspricht, also für das *Fische* *komplementäre Farbenpaare* nachzuweisen²: Auf Weiß dressierte Ellritzen unterscheiden das unzerlegte Licht von jedem Spektralausschnitt; uns rein weiß erscheinende Mischlichter aus drei geprüften Farbenpaaren, Gelb und Blau, Rot und Grün und Orange und Blau, werden von den weißdressierten Fischen vor allen anderen Spektralfarben unbedingt bevorzugt, also als weißähnlich erkannt.

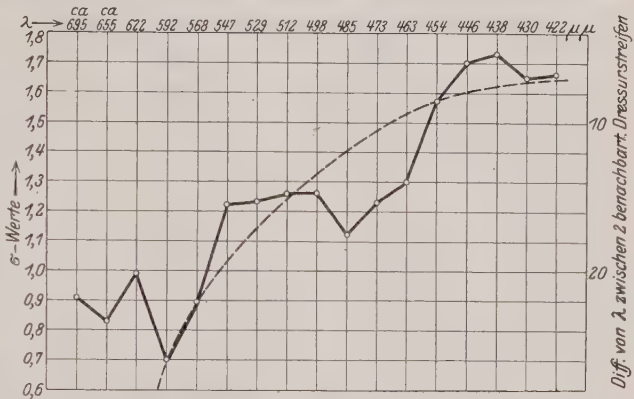


Abb. 223. Unterschiedsempfindlichkeit der Ellritze im Spektrum. Abszisse: Stufen der Spektralleiter, oben angegeben die mittleren Wellenlängen. Ordinate für die ausgezogene Kurve (linker Maßstab) Wert der Streuung σ der jeder einzelnen Dressurwellenlänge zugeordneten Prüfungskurve (vgl. Abb. 222), für die gestrichelte Kurve (rechter Maßstab) Abstand der mittleren Wellenlängen benachbarter Spektralabschnitte der Leiter. (Nach WOLFF, 1925).

¹ LAURENS, H. u. W. F. HAMILTON: The sensibility of the eye to differences in wavelength. Amer. J. Physiol. **65** (1923).

² HAMBURGER, V.: Versuche über Komplementärfarben bei Ellritzen. Z. vergl. Physiol. **4** (1926).

Besondere Bedeutung, auch für die Theorie des Sehens des Menschen, hat die Frage, ob die *Duplizitätstheorie* eine Stütze in den Beobachtungen über das Farbenunterscheidungsvermögen der übrigen Wirbeltiere findet.

Die *Ausbildung von Zapfen und Stäbchen in den Netzhäuten von Tages- und Dämmerungstieren* stehen gut mit dieser Theorie im Einklang¹: Unter den Säugetieren haben Dämmerungstiere (Fledermäuse, Ameisenfresser [*Orycteropus*], Igel, Maulwurf, Maus, Meerschweinchen) entweder nur Stäbchen oder doch ganz überwiegend Stäbchen. Hiermit stimmt überein, daß sich *Mäuse*, deren Netzhäute

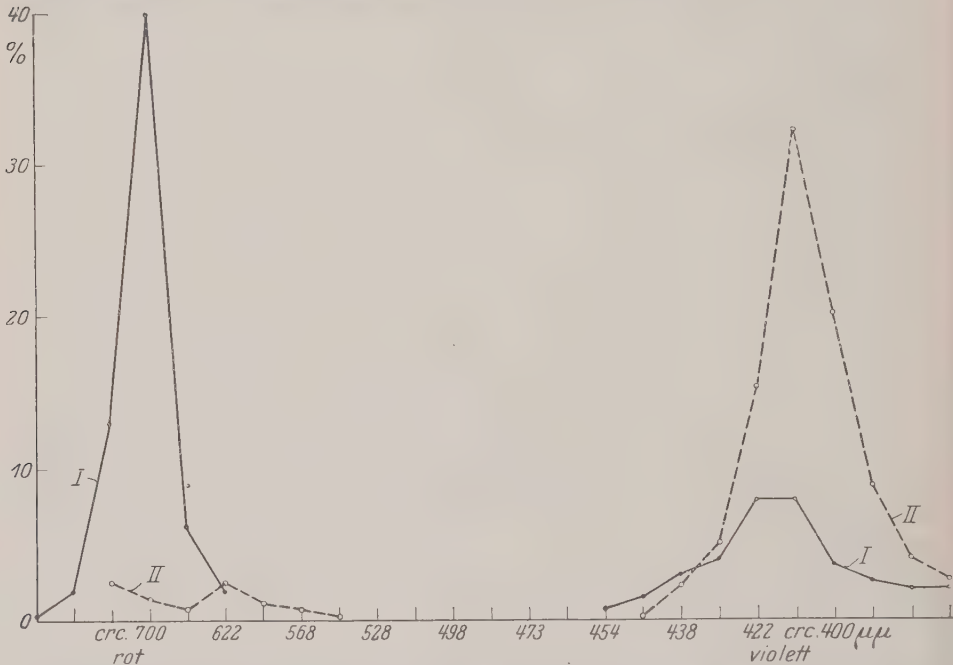


Abb. 224. Farbenkreisphänomen bei der Ellritze. Abszissenpunkte: Stufen der Spektralleiter; Ordinate: Anzahl der Sprünge in Prozenten. I Frequenz bei der Prüfung nach Dressur auf Rot ca. 700 μ m (Gesamtanzahl der Sprünge 569), II nach Dressur auf Violett ca. 105 μ m (Gesamtanzahl der Sprünge 68).

neben Stäbchen nur etwa 1% Zapfen enthalten, in der Mehrzahl in *Dressurversuchen* als total farbenblind erwiesen². Bunte Pigmentpapiere wurden mit grauen, Blau mit grau Nr. 13 der HERING-Serie, Rot mit Grau Nr. 49, spektrale Lichter mit farblosen Lichtern von bestimmter Helligkeit verwechselt. Hunde, Katzen, Kaninchen haben relativ mehr Stäbchen als der Mensch (vgl. ihr Sehen auf S. 721). Die Netzhäute der Nachtvögel sind stäbchenreicher als die der

¹ SCHULTZE, M.: Zur Anatomie und Physiologie der Retina. *Arch. mikrosk. Anat.* **2** (1866). — KRAUSE, W.: Die Retina. *Internat. Mschr. Anat. u. Physiol.* **10** (1893). — FRANZ, V.: Das Sehorgan. *Oppels Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere* **7** (1913). — KOLMER, W.: Über die Augen der Fledermäuse. *Z. Anat.* **73** (1924). — DETWILER, S. R.: Studies on the retina; an experimental study of the gecko retina. *J. comp. Neur.* **36** (1923). — WUNDER, W.: Physiologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen an der Knochenfischnetzhaute. *Z. vergl. Physiol.* **3** (1925). — BRAUER, A.: Die Tiefseefische. II. *Anatom. Teil. Wiss. Ergebn. d. dtsh. Tiefsee-Exped. „Valdivia“* **15** (1908). — MENNER, E.: Untersuchungen über die Retina mit besonderer Berücksichtigung der äußeren Körnerschicht, ein Beitrag zur Duplizitätstheorie. *Z. vergl. Physiol.* **8** (1928).

² HOPKINS, A. E.: Experiments on color vision in mice in relation to duplicity theory. *Z. f. vergl. Physiol.* **6** (1927).

Tagvögel. Unter den Reptilien haben ausgesprochene Tagtiere (Schlangen, Eidechsen, Chamäleon) ausschließlich oder überwiegend Zapfen, der nächtlich lebende Gecko besitzt nur Stäbchen. Unter den Knochenfischen (Abb. 225) sind bei Dämmerungstieren, bei denen das Dämmerungssehen gut ausgebildet ist,

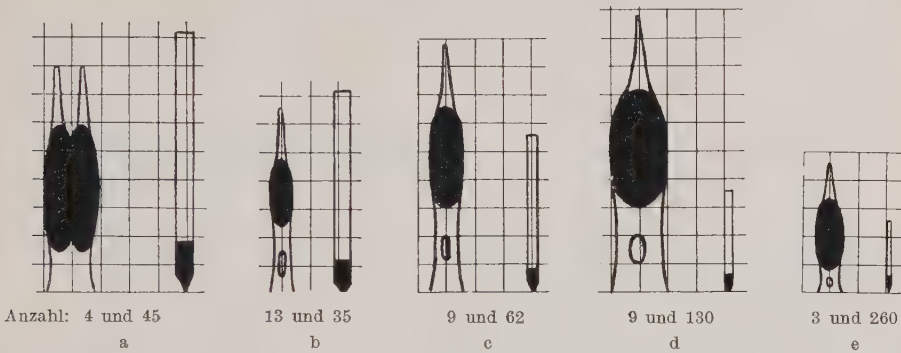


Abb. 225. Zapfen- und Stäbchengröße und -anzahl bei verschiedenen Fischarten. Strichabstand = 5μ ; Anzahlen auf eine Strecke von 80μ bezogen (die Messungen sind alle in der oberen Netzhautregion, möglichst an der jeweils entsprechenden Augenstelle, ausgeführt). *a, b* Helltiere (d. h. Fische, die in klarem Wasser, an der Oberfläche des Wassers, am Tage ihrer Beute nachgehen), *a* Bachforelle (*Trutta fario*), *b* Elritze (*Phoxinus laevis*); *c* Hell- und Dämmerungstier, Plötze (*Leuciscus rutilus*); *d, e* Dämmerungstiere (d. h. Fische, die mindestens tagsüber am Grunde tiefer Gewässer oder zwischen dichtem Pflanzenwuchs oder in trübem Wasser leben), *d* Halbbrachsen (*Blicca björčna*), *e* Aalraupe (*Lota vulgaris*). (Nach WUNDER, 1925.)

kleine, schlanke Stäbchen in außerordentlich hoher Anzahl vorhanden. Bei Fischen, die im Dämmerlicht nicht gut sehen (Tagtieren, Nachttieren, Schlammbewohnern mit kleinen, schlecht entwickelten Augen) sind wenige große Stäbchen ausgebildet. Die Zapfen machen bei Helffischen ungefähr $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{11}$, bei Dämmerungsfischen $\frac{1}{15}$ bis $\frac{1}{87}$ aller Sehelemente auf gleichgroßer Netzhautstrecke an entsprechender Augenstelle aus. Bei echten Tiefseefischen kommen Netzhäute vor, die nur Stäbchen enthalten.

Das Vorkommen eines *Purkinje-Phänomens* wurde durch die Methode der Prüfung der Futtersichtbarkeit in verschiedenen Spektralfarben bei Hell- und Dunkeladaptation¹, durch Bestimmung der pupillomotorischen Reizwerte verschiedener Wellenlängen für das hell- und das dunkeladaptierte Auge² und durch die Ermittlung der photoelektrischen Reizwerte der Spektralfarben bei verschiedenem Adaptationszustand³ bei Säugetieren, Vögeln, Reptilien und Amphibien sichergestellt. In allen Fällen zeigte sich, daß für das dunkeladaptierte Auge das Maximum der Helligkeitwirkung der Spektralfarben nach dem kurzwelligen Ende des Spektrums hin verschoben ist, wie für das dunkeladaptierte und total farbenblinde Menschaugenauge⁴. Ebenso stehen die Ergebnisse über die *Aktionsströme im Auge der Tag- und der Dämmerungsvögel* mit der Duplizitätstheorie gut im Einklang⁵: Bei solchen Augen, in denen die Zapfen überwiegen

¹ Vgl. HONIGMANN: Zitiert auf S. 722, Anm. 1.

² v. HESS: Zitiert auf S. 721, Anm. 3. — LAURENS: Zitiert auf S. 722 Anm. 1.

³ HIMSTEDT, F. u. W. A. NAGEL: Die Verteilung der Reizwerte für die Froschnetzhaut im Dispersionsspektrum des Gaslichtes, mittels der Aktionsströme untersucht. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. **11** (1901). — PIPER, H.: Untersuchungen über das elektromotorische Verhalten der Netzhaut bei Warmblütern. Arch. Anat. u. Physiol. Suppl. **1905**. — TRENDLENBURG, W.: Die objektiv feststellbaren Lichtwirkungen an der Netzhaut. Erg. Physiol. **11** (1911) (zusammenfassende Darstellung).

⁴ Für Fische wird ein Purkinje-Phänomen behauptet [BAUER: Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. Pflügers Arch. **133** (1910) u. **137** (1911)] und bestritten [v. HESS: Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Pflügers Arch. **142** (1911)].

⁵ PIPER, H., s. Anm. 3.

(Mäusebussard, Huhn, Taube) wurde das Maximum der Aktionsstromkurve bei etwa $600\ \mu\mu$ gefunden, bei überwiegend mit Stäbchen ausgerüsteten Augen (Schleiereule, Waldkauz, Sumpfohreule) hingegen bei $535\ \mu\mu$, also bei der Wellenlänge, bei welcher das Maximum der menschlichen Dämmerungswerte liegt. Sehr gut paßt in den Rahmen der Duplizitätstheorie auch die Tatsache, daß beim *Tagesssehen* der Reizung mit verschiedenen Wellenlängen starke *qualitative Unterschiede im Verlauf der abgeleiteten Aktionsströme* entsprechen, während

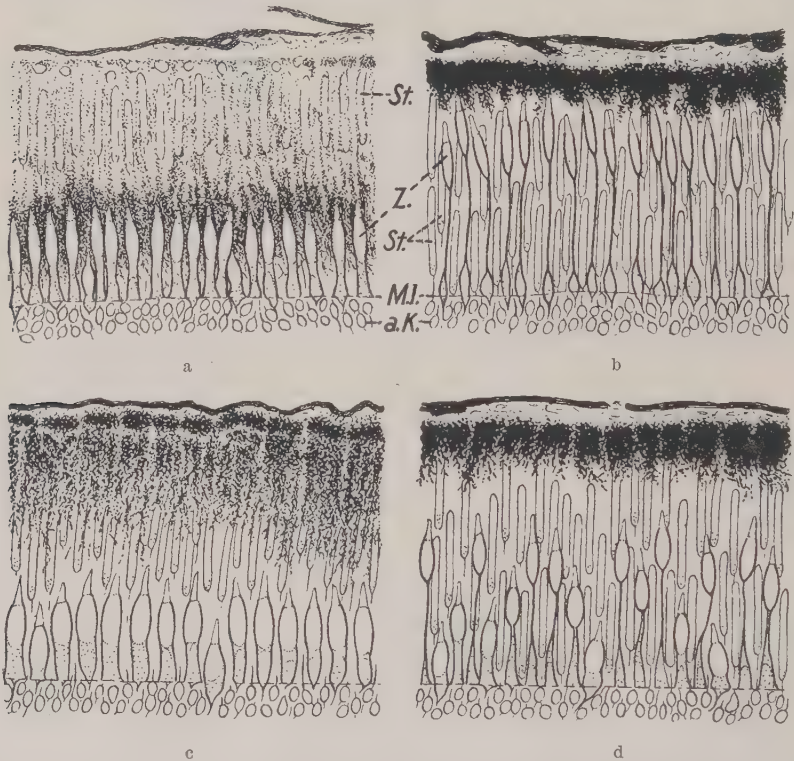


Abb. 226. Schnitte durch entsprechende Netzhautpartien von Ellritzen a) im helladaptierten, farhentüchtigen Zustand, bei diffusem Tageslicht konserviert; b) nach 2stündigem Dunkelaufenthalt konserviert; c) aus dem Auge eines Tieres, das bei Dämmerlicht die Dressurfarbe noch sicher erkannt hat; d) aus dem Auge eines Tieres, das bei noch schwächerem Dämmerlicht die Dressurfarbe mit Graunäpfchen verwechselte. (Nach v. FRISCH, 1925.)

unter den Bedingungen des *Dämmerungssehens* die *qualitativen Kurvenunterschiede fast völlig verschwinden*¹.

Eine unmittelbare Stütze für die Duplizitätstheorie liefern die Verhältnisse bei den Fischen.

Bei den Fischen besteht ein entsprechender *qualitativer Unterschied zwischen Tagesssehen und Dämmerungssehen* wie beim Menschen²: Fische (Gründlinge, *Gobio fluviatilis* u. a.) werden bei Tageslicht darauf dressiert, aus einem Futternapf von bestimmter, z. B. roter Farbe, ihr Futter zu holen. Nach mehrtägiger Dressur lassen sie graue gleichgestaltete Näpfe von beliebiger Helligkeit unbeachtet, schnappen jedoch lebhaft nach dem roten Napf, auch wenn er kein

¹ KOHLRAUSCH, A.: Die Netzhautströme der Wirbeltiere in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes und dem Adaptationszustand des Auges. Arch. für Anat. **195** (1918).

² FRISCH, K. v.: Sinnesphysiologie der Wassertiere. Verh. dtsh. zool. Ges. **29** (1924) — Farbensinn der Fische und Duplizitätstheorie. Z. vergl. Physiol. **2** (1925).

Futter enthält. Werden nun die Fische bei allmählich abnehmender Helligkeit auf ihr Farbenunterscheidungsvermögen geprüft, so zeigt sich, daß sie von einer gewissen Helligkeitsgrenze an das Rotnäpfchen nicht mehr als solches erkennen, sondern wahllos nach diesem und allen dunkelgrauen Näpfchen schnappen. Die Grenze liegt bei verschiedenen Fischarten nicht ganz gleich, beim Gründling annähernd da, wo satte Farben auch für das normale Menschenauge die letzte Spur ihres Farbwertes verlieren¹.

Gleichzeitig mit dem *Übergang vom farbentüchtigen Tagessehen zum farbenblinden Dämmerungssehen* gehen bei den Fischen *morphologische Veränderungen in der Netzhaut* einher (Abb. 226): Im Hellauge sitzen die Zapfen der Membrana limitans externa dicht auf, dem ins Auge fallenden Licht frei ausgesetzt. Die Stäbchen aber sind tief zwischen den Fortsätzen des Pigmentepithels vergraben. Im Dunkeln strecken sich die Innenglieder der Zapfen und schieben deren receptorische Enden gegen das Pigmentepithel vor; die Innenglieder der Stäbchen jedoch verkürzen sich und ziehen diese an die Membrana limitans heran. Der Helligkeitsgrad, bei dem die Bildebene des Auges von den Zapfen geräumt und den Stäbchen zugeteilt wird, fällt mit dem Helligkeitsgrad zusammen, bei dem das farbentüchtige Auge farbenblind wird. Diese Tatsache bildet eine kräftige Stütze der allgemeinen Gültigkeit der Duplizitätstheorie für die Wirbeltiere.

Unter den *Wirbellosen* kennen wir besonders bei den *Insekten* wohl ausgebildeten Farbensinn.

Am genauesten sind wir mit dem Farbensinn der *Honigbiene* vertraut, die sich durch Zuckerwasserfütterung auf einer farbigen Unterlage innerhalb weniger Stunden auf diese Farbe dressieren läßt². Bietet man den Bienen nach Fütterung auf einem *blauen Pigmentpapierblatt* dasselbe Blau ohne Futter zwischen gleich großen und gleich gestalteten Blättern einer feinabgestuften Serie von *grauen Pigmentpapieren* (Grautafel- oder Grauleiterversuch), so fliegen die Bienen nur das blaue Blatt an (Abb. 227). Geruchswirkungen werden durch Bedecken des ganzen Versuchsfeldes mit einer Glasplatte ausgeschaltet. Mit gleicher Sicherheit unterscheiden die Bienen ein *gelbes Pigment* von allen Graustufungen. Daß die Bienen das hunte Papier auf Grund einer Farbwirkung und nicht etwa durch ein außerordentlich feines Helligkeitsunterscheidungsvermögen aus der Grauserie herausfinden, wird dadurch streng bewiesen, daß sich die Bienen auf bestimmte *farblose Helligkeiten* (Graustufen) überhaupt nicht dressieren lassen: Nach Dressur auf Schwarz werden nur die dunkeln Papiere vor den hellen bevorzugt, aber es gelang den Bienen nicht, das Dressurschwarz mit Sicherheit heraus-

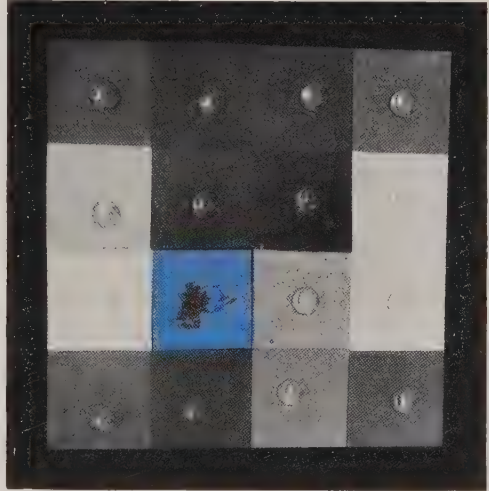


Abb. 227. Grautafelversuch mit der Honigbiene. Anflug der Bienen auf Dressurblau (Nr. 13 der HERINGSchen Pigmentpapierserie) ohne Futter. Die ganze Anordnung ist mit einer Glasplatte überdeckt; über jedem Feld steht ein reines Glasschälchen. (Nach v. FRISCH, 1914.)

¹ Hiermit steht im Einklang, daß bei „rotscheuen“ Fischen die Reaktion auf eine bestimmte Farbe im Zustand der Dunkeladaptation verschwindet (BAUER: Zitiert auf S. 727).

² v. FRISCH: Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jb. Abt. Physiol. **35** (1914).

zufinden; nach Fütterung auf Weiß wurden zahlreiche hellere Graustufen unterschiedslos angeflogen.

Durch *Dressur auf Spektrallichter* ließ sich über die Natur des Farbensinnes der Bienen noch weiterer Aufschluß gewinnen¹. Auf eine weiße Unterlage wird eine Linie eines Linienspektrums, z. B. des Quecksilberspektrums, oder ein schmaler Ausschnitt aus einem kontinuierlichen Spektrum projiziert; auf diesen Lichtstreifen werden die Bienen in einem schmalen, langen Glas- oder Porzellantrog mit Zuckerwasser gefüttert. Die *spektralen Grenzen*, bis zu denen eine Dressur gelingt, liegen auf der langwelligen Seite bei etwa $650\mu\mu$, auf der kurzwelligen Seite nahe bei $300\mu\mu$, also ziemlich tief im Ultraviolett. Wird das Futter schälchen mit Licht von über $650\mu\mu$ bestrahlt, so wird es von den Bienen nur durch planloses Umhersuchen gefunden; bei Belichtung mit der Linie $313\mu\mu$ des Quecksilberspektrums ist der Anflug der Bienen schon recht unsicher. Füttert man die Bienen auf einer Wellenlänge innerhalb des für sie wohl wahrnehmbaren Bereichs, so fliegen sie dem Dressurlichtstreifen lebhaft zu, wenn er ohne Futter an anderer Stelle des Versuchstisches entworfen wird. Das *Spektrallicht wird von unzerlegtem Licht jeder Helligkeit unterschieden*, also farbig gesehen: Wird ein Streifen der Dressur-

Abb. 228. Ansammlung der Bienen auf einem blaugrünen Lichtstreifen (Spektralausschnitt $480-500\mu\mu$) nach Fütterung auf einem mit jenem Spektrallicht beleuchteten Feld; ein mit dem Farbstreifen gekreuzt entworfenen Streifen unzerlegten Lichts wird nicht beachtet. (Nach KÜHN, 1924.)

wellenlänge neben einem Streifen unzerlegten Lichts oder mit ihm gekreuzt entworfen (Abb. 228), so sammeln sich die auf jedes Spektrallicht dressierten Bienen nur auf dem Spektralstreifen, auch wenn man die Helligkeit des weißen Lichtes von Null bis zur maximalen Helligkeit des Spaltlichts, durch dessen Zerlegung

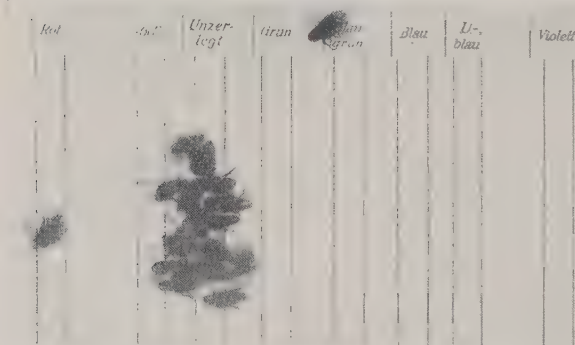


Abb. 229. Ansammlung der Bienen auf einem Streifen unzerlegten Lichts, der zwischen den Streifen einer Spektralleiter entworfen ist, nach Dressur auf einen Streifen weißen Lichts. (Nach KÜHN, 1924.)

das Spektrum gewonnen wurde, variiert. Dressiert man Bienen auf einen Streifen unzerlegten Lichts, so wird dieser zwischen den bunten Streifen einer Spektralleiter allein angeflogen, auch wenn man seine Helligkeit innerhalb weiter Grenzen variiert (Abb. 229), er wird also von den bunten Lichtern verschieden gesehen.

Die Bienen unterscheiden zwischen $650\mu\mu$ und $300\mu\mu$ vier Hauptreizqualitäten. Bietet man auf Rot

$620-650\mu\mu$ dressierten Bienen eine durch eine Gitterblende aus einem kontinuierlichen Spektrum ausgeschnittene Spektralleiter mit den Streifen rot, gelb,

¹ KÜHN, A. u. R. POHL: Dressurfähigkeit der Bienen auf Spektrallinien. Naturwiss. 1921. KÜHN, A.: Zum Nachweis des Farbenunterscheidungsvermögens der Bienen. Ebenda 1924. — Versuche über das Unterscheidungsvermögen der Bienen und Fische für Spektrallichter. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. 1924. — Farbensinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. 5 (1927).

grün, blaugrün, blau, violett, so sammeln sie sich auf den gelben und den grünen Streifen, lassen aber das rote Dressurlicht unberücksichtigt. Vermindert man aber die Helligkeit des Gelb und Grün durch Rauchglas mehr und mehr, so wird das Rot angenommen und schließlich bevorzugt. Werden die Intensitäten der einzelnen Streifen erheblich gegeneinander abgestuft, so besuchen die Bienen innerhalb des Bezirks von 650 bis 530 $\mu\mu$ jeweils den hellsten am stärksten, gleichgültig, auf welcher Stelle dieses Spektralbereichs sie vorher Futter erhalten hatten. Innerhalb des Bereichs von 650–530 $\mu\mu$, der bei uns Rot, Gelb und Grün umfaßt, erscheinen also den Bienen die Wellenlängen ähnlich, werden aber von allen kürzeren Wellen scharf unterschieden (Abb. 230). Wenn

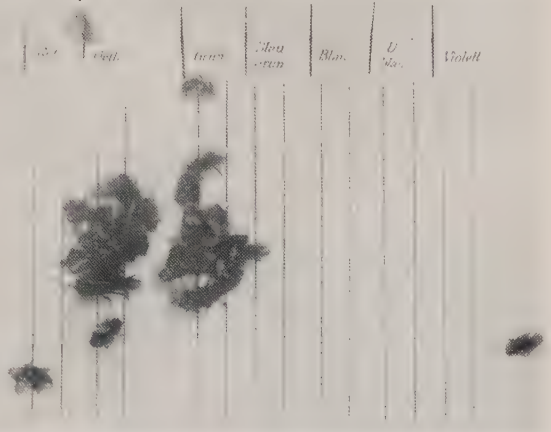


Abb. 230. Ansammlung der Bienen auf einem gelben und einem grünen Spektralausschnitt nach Fütterung auf Gelb 600–580 $\mu\mu$. (Nach KÜHN, 1927.)

die Dressur auf den für uns blaugrünen Spektralabschnitt 510–480 $\mu\mu$ erfolgt, so sammeln sich die Bienen in der Spektralleiter nur in diesem Bezirk; hier liegt also eine zweite Hauptreizqualität. Schmale angrenzende Streifen sind Übergangsgebiete zu den Nachbarqualitäten: Blendet man das Dressurgebiet 510–480 $\mu\mu$ heraus, so befliegen die Bienen schwach und unsicher noch 530–510 $\mu\mu$ und 480 bis 460 $\mu\mu$. Füttert man die Bienen auf einem Streifen aus dem Bereich, der unser Blau und Violett umfaßt, so wird hernach der ganze Bezirk von 470–400 $\mu\mu$ besucht, über ihn erstreckt sich also eine dritte Hauptreizqualität. Jenseits von 400 $\mu\mu$ im Ultraviolett beginnt die vierte Hauptreizqualität. Die auf die Linie 365 $\mu\mu$ des Quecksilberspektrums dressierten Bienen sammeln sich im ganzen Quecksilberspektrum oberhalb der Linie 405 $\mu\mu$ nicht mehr an, sondern lediglich auf dem für uns unsichtbaren oder schwach fluoreszierenden ultravioletten Streifen (Abb. 231). Die erste, dritte und vierte Hauptreizqualität erstrecken sich über breite Bezirke von Wellenlängen, die zweite nimmt nur einen sehr schmalen Abschnitt des Spektralbandes ein — ähnlich, wie auch für das Menschenauge die zweite Hauptreizqualität, gelb, nur einen kleinen Teil des Spektrums, ungefähr

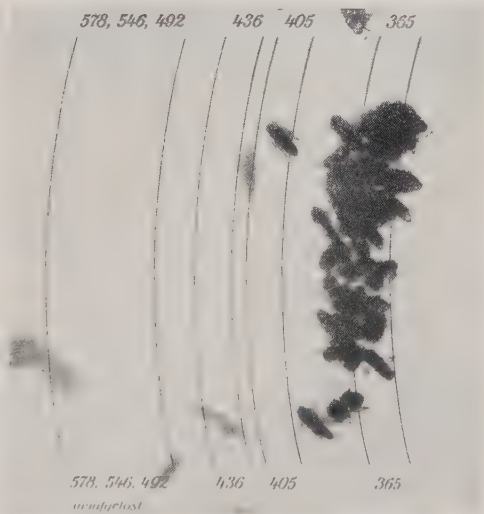


Abb. 231. Ansammlung der Bienen auf dem ultravioletten Streifen 365 $\mu\mu$ eines Quecksilberspektrums nach Fütterung auf einem mit jener Wellenlänge bestrahlten Feld. (Nach KÜHN und POHL, 1921.)

600–580 $\mu\mu$ umfaßt. Der ganze für das Bienenauge sichtbare Strahlungsbereich ist gegenüber dem menschlichen Auge *nach der kurzwelligen Seite zu verschoben*.

Innerhalb der Hauptreizqualitäten werden von den Bienen noch *feinere Wellenlängenabstufungen* unterschieden¹: Den Bienen wird eine Spektralleiter aus zahlreichen gleichbreiten Abschnitten des Spektrums, die gleichweit von-

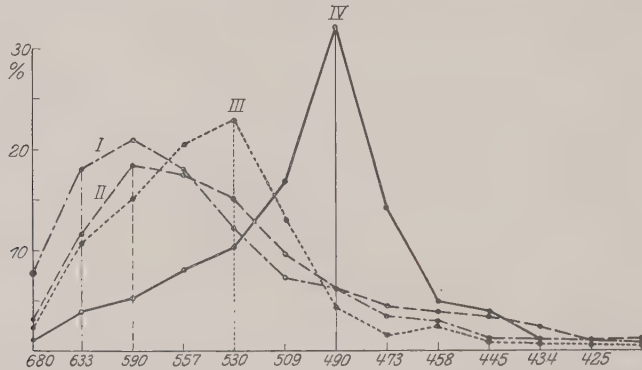


Abb. 232. Fehlerkurven der Bienen nach Dressur auf die Spektralausschnitte: 650–600 $\mu\mu$ — • — I (Gesamtanzahl der Anflüge $n = 590$), 610–570 $\mu\mu$ — — — II ($n = 677$), 540–520 $\mu\mu$ ····· III ($n = 466$), 500–480 $\mu\mu$ — — — IV ($n = 483$). Abszissenpunkte: Stufen der Spektralleiter, mittlere Wellenlänge der einzelnen Spektralausschnitte in $\mu\mu$. Ordinaten: Prozente der Anflüge. Die Ordinate desjenigen Streifens, welcher die Dressurwellenlängen umfaßt, ist jeweils in derselben Linienführung wie die zugehörige Kurve ausgezogen. (Nach KÜHN und FRAENKEL, 1927.)

einander entfernt sind, vorgelegt. Es werden keine Bienenansammlungen zugelassen, sondern die *Einzelanflüge* auf die Streifen werden gezählt (1 Anflug zwischen 2 Streifen wird als $\frac{1}{2}$ Anflug für jeden der beiden Nachbarstreifen gerechnet); und jede Biene wird sofort von der Leiter heruntergewischt. Die Anflugsanzahlen ergeben nun *Fehlerkurven* (Abb. 232 und 233), ähnlich wie die

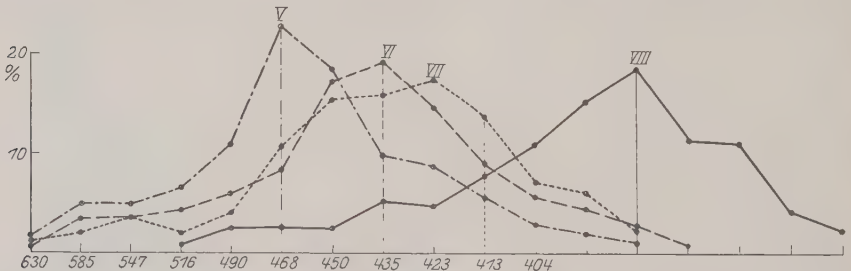


Abb. 233. Fehlerkurven der Bienen nach Dressur auf 480–460 $\mu\mu$ — • — V (Gesamtanzahl der Anflüge $n = 434$), 442–428 $\mu\mu$ — — — VI ($n = 435$), 415–405 $\mu\mu$ ····· VII ($n = 472$) und Ultraviolett — — — VIII ($n = 321$). Abszissenpunkte: Stufen der Spektralleiter, mittlere Wellenlänge der einzelnen Spektralausschnitte in $\mu\mu$; rechts von 404 $\mu\mu$ noch 6 Ausschnitte aus dem Ultraviolett. Ordinaten: Prozente der Anflüge. Die Ordinate desjenigen Streifens, welcher die Dressurwellenlängen umfaßt, ist jeweils in derselben Linienführung wie die zugehörige Kurve ausgezogen. (Nach KÜHN und FRAENKEL, 1927.)

Wahlakte der Fische (vgl. S. 724f.). Im Einklang mit den Ansammlungsversuchen ist die Fehlerkurve nach Dressur auf Blaugrün 500–480 $\mu\mu$ am steilsten. Innerhalb der ersten und dritten Hauptreizqualität verschiebt sich der Kurven-gipfel mit der Dressurwellenlänge. An den Grenzen zu den Nachbarhauptqualitäten fallen die Kurven steil, nach dem Innern eines Hauptgebietes zu flach ab.

¹ KÜHN, A. u. G. FRAENKEL: Über das Unterscheidungsvermögen der Bienen für Wellenlängen im Spektrum. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. 1927.

Auch die Erscheinung des *simultanen Farbenkontrastes* ließ sich für die *Bienen* nachweisen¹: Die Bienen werden aus einem Schälchen gefüttert, das auf einem quadratischen grauen Feld steht und von einem ringförmigen Streifen aus blauem Pigmentpapier umgeben ist. Bei der Dressurprüfung ohne Futter werden den Bienen zunächst verschieden helle Grauringe auf Grau verschiedener Helligkeit und dazwischen Blauringe auf Grau verschiedener Helligkeit vorgelegt; nur die Blauringe, niemals Grauringe, werden angeflogen. Nun werden in die Grauringserie anstatt der blauen Ringe graue Ringe auf gelbem Untergrund eingelegt; sofort erhalten diese starken Besuch (Abb. 234). Dieselben Grauringe verschiedener Helligkeit, die auf Grau verschiedener Helligkeit wirkungslos waren, locken die auf Blau dressierten Bienen sofort an, wenn sie auf Gelb liegen. Gelb für sich zieht die Bienen nicht an. *Ein graues Feld in gelber Umgebung erhält also für den Lichtsinn der Bienen den Reizwert von Blau.*

Von Hymenopteren haben sich weiterhin auch noch *Wespen* als auf eine Farbe dressierbar erwiesen².

Unter den *Schmetterlingen* lassen sich Schwärmer³, z. B. der Tag-schwärmer *Macroglossum stellatarum* (Taubenschwanz) und der Abend-schwärmer *Deilephila livornica* im Laboratorium durch Füttern mit Zuckerwasser in natürlichen Blüten von bestimmter Farbe oder in künstlichen Blüten aus buntem Papier auf bestimmte Farben dressieren. Diese werden dann im *Grautafelversuch* aus einer Serie grauer Papiere verschiedenster Helligkeit herausgesucht (Abb. 235). Legt man in

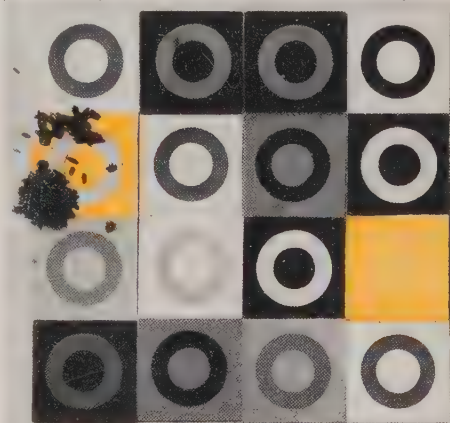


Abb. 234. Simultaner Farbenkontrast bei der Biene: Anflug auf einen grauen Ring auf gelbem Feld nach Fütterung auf Blau. Sonst graue Ringe auf grauen Feldern und ein gelbes Feld ohne Grauring, das allein die Bienen auch nicht anlockt. (Nach KÜHN, 1927.)

violetten Blüten gefütterten Faltern die ganze Serie der HERINGSchen Farbpapiere vor, so werden nur Nr. 11 (blaugrün), Nr. 12, 13 (blau), Nr. 14 (violett) und Nr. 15 (purpur) angeflogen. Auch Untersuchung mit *Filterlichtern* zeigt, daß eine *Gelbgruppe* (Gelbrot, Gelb) der Farben von einer *Blaugruppe* (Blau, Violett, Purpur) unterschieden wird: Den Tieren werden mit einer farbigen Lösung gefüllte Glasröhrchen geboten, die an der Hinterwand eine weiße Fläche als Reflektor tragen (Abb. 236a, Abb. 237). Gefüttert wird entweder in anderen bunten Objekten oder mit Glasröhrchen, die gegenüber dem Reflektor in der Wand eine Vertiefung zur Aufnahme von Zuckerwasser tragen (Abb. 236b). Nach Dressur auf violettes Pigmentpapier wurden auch von einer Serie kreisförmiger Ausschnitte aus einem kontinuierlichen *Spektrum* die blauen und violetten Felder, nach Dressur auf gelbe Forsythiablüten das spektrale Orange, Gelb und Grün angeflogen.

Die für die *Schwärmer* festgestellten *zwei Qualitätsbezirke* (einerseits

¹ KÜHN, A.: Nachweis des simultanen Farbenkontrasts bei Insekten. *Naturwiss.* **1921**. — Farbensinn usw. (1927). Vgl. S. 730, Anm. 1.

² ARMBRUSTER, R.: Über das Farbensehen der Wespen. *Naturwiss. Wschr.* **21** (1922).

³ KNOLL, F.: Insekten und Blumen. *Abh. zool.-botan. Ges. Wien* **12**, H. 2 (1922); — Lichtsinn von *Deilephila livornica*. *Z. vgl. Physiol.* **2** (1925).

Orange—Gelb—Grün, andererseits Blau—Violett) stimmen gut mit dem ersten und dritten Qualitätsbezirk der Bienen überein. Innerhalb jedes der beiden

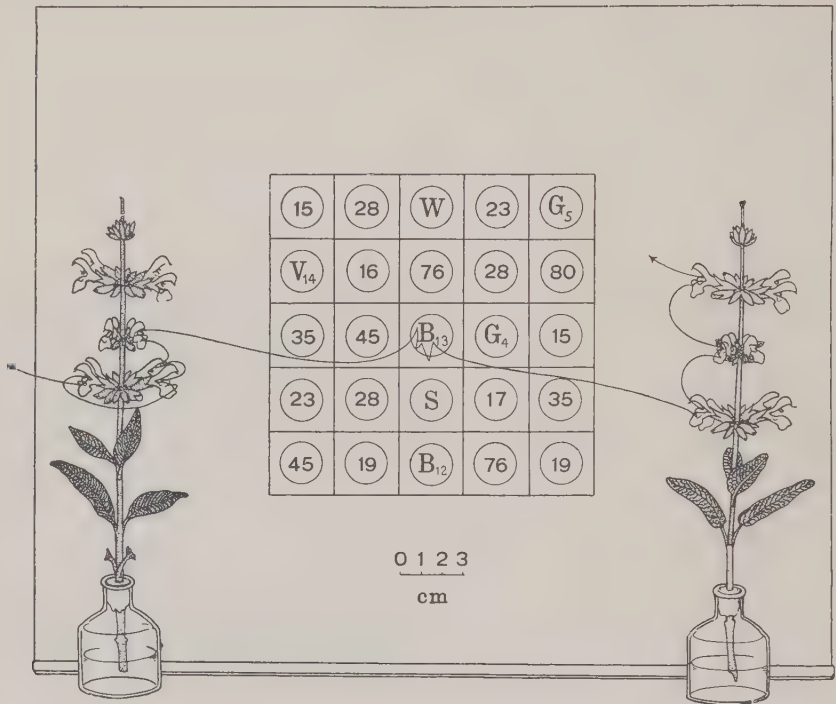


Abb. 235. Grautafelversuch mit dem Schwärmer *Deilephila livornica*. Rechts und links Blütenstände von *Salvia*. In schachbrettartiger Anordnung Pigmentpapierkreisscheiben auf grauem Grund unter Glas, W Weiß, S Schwarz, G₄, G₅ Gelb Nr. 4 und 5, B₁₂, B₁₃ Blau Nr. 12 und 13, V₁₄ Violett Nr. 14 der HERINGSCHEN Farbpauperserie. Die Zahlen ohne Buchstaben bedeuten die Helligkeit der Grauscheiben (Prozente, Weiß = 100). Die Abbildung zeigt eine Flugbahn des Falters (Vertikalprojektion der Rüsselspitzenbewegung) mit einem Besuch von B₁₃ zwischen 2 *Salvia*-Besuchen. (Nach KNOLL, 1925.)

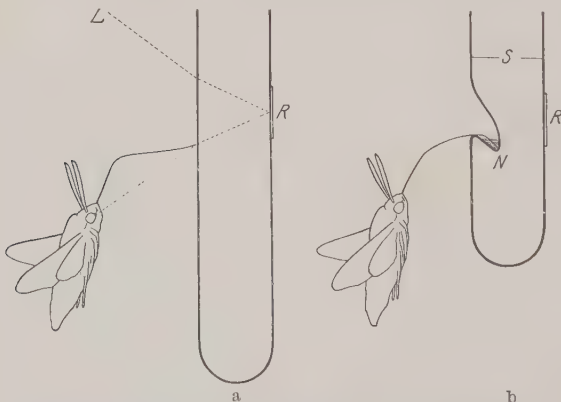


Abb. 236. Reflektorröhrchen mit farbiger Flüssigkeit gefüllt, a zur Prüfung des Dressurerfolgs, b zur Fütterung mit Zuckerwasser in einem Nektarsporn (N). In a Strahlengang des von schräg oben einfallenden Lichts (L), R Reflektor, S Flüssigkeitsspiegel. (Nach KNOLL, 1922.)

Bezirke wurden von den Faltern keine Qualitätsunterschiede gemacht; das jeweils hellste Feld wurde bevorzugt. Ob auch Blaugrün (das Gebiet um 500 $\mu\mu$) und Ultraviolett von den Faltern, wie von den Bienen, farbig gesehen werden, ist unbekannt.

Außer dem Farbton spricht bei der Anlockung auch die Sättigung mit: Die Falter besuchen bei ihren Flügen in weitaus überwiegenderem Maße jene Papiere, in welchen der die Färbung bedingende Farbstoff die größte Konzentration besitzt.

Reines Rot ist für *Macroglossum schwarz gleich* oder sehr ähnlich: Ist ein Tier an den Besuch dunkler farbloser (schwarzer) Objekte gewöhnt, so besucht

es auch rein rote. Daß aber für manche andere Schmetterlinge das Rot (Nr. 1 der HERINGSchen Farbpapierskala) einen ausgesprochenen *Farbwert* hat, zeigen Versuche mit *Tagfaltern*¹. Viele von diesen (Papilioniden, Pieriden, Nymphaliden) fliegen schon frisch aus der Puppe geschlüpft *instinktiv* bunte Flächen an. Dabei werden auch die roten Papiere Nr. 1 der HERINGSchen Serie deutlich vor allen Graustufen bevorzugt, wenn man sie nur mit solchen zusammen darbietet. Der Besuch der Pigmente der ganzen Buntpapiererserie ist je nach der Schmetterlingsart sehr verschieden. Werden als künstliche Blüten alle 16 Pigmente (in je einem Stück) zwischen 24 grauen Blüten verschiedener Helligkeit

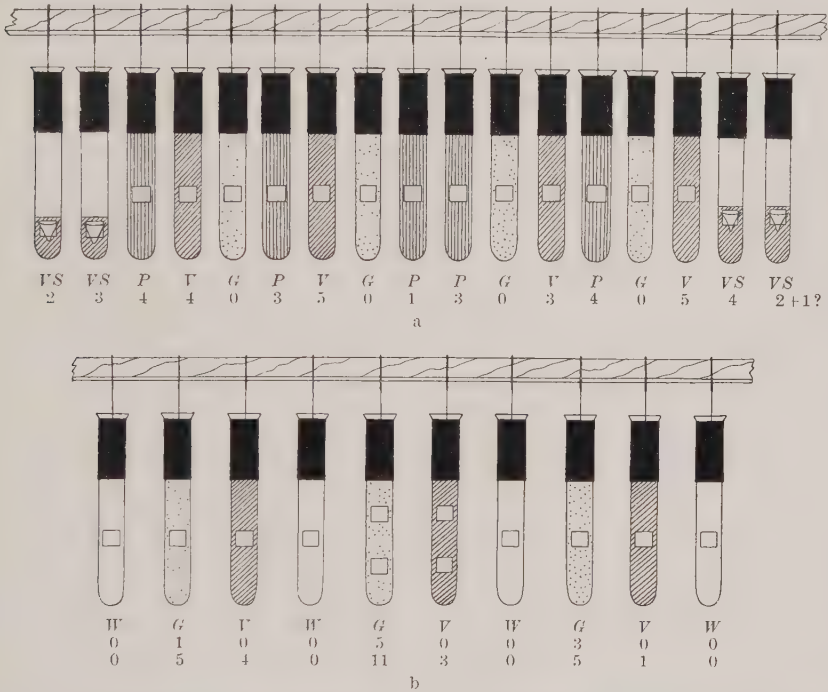


Abb. 237. Versuchsanordnung und Besuchszahlen zweier Reflektorröhrchenversuche mit *Macroglossum*. G Gelb, P Purpur, V Violett, VS Spornröhrchen mit violetter Flüssigkeit gefüllt, W Weiß. a) Nach Fütterung in Violett; Besuch von Violett und Purpur, Vermeidung von Gelb. b) Nach Nahrungsaufnahme aus *Linaria*-Blüten; Besuch von Gelb. Besuchszahlen von 2 Faltern. (Nach KNOLL, 1922.)

geboten, so lassen sich „Bevorzugungskurven“ aufstellen (Abb. 238). Diese zeigen folgende Haupttypen: Bei den meisten Vanessen liegt je ein hoher Gipfel bei Gelb Nr. 4 und Blau Nr. 13; bei *Vanessa polychloros* überwiegt der Gelbbesuch sehr stark. Bei den Pieriden und *Papilio machaon* ist der Besuch von Rot bis Gelbgrün ziemlich gleichmäßig mit einer kleinen Erhebung bei Rot oder Gelb, sehr stark ist der Anflug in Blau, Violett und Purpur, meist mit einem höchsten Gipfel im Purpur. Bei den Vanessen läßt sich durch *Dressurfütterung* auf Blau oder Gelb der eine Gipfel der Bevorzugungskurve stark erhöhen. Die grünen und blaugrünen Papiere Nr. 8–11 werden spontan nicht häufiger als Grau angefliegen, durch Dressur auf Nr. 11 wurde aber der Besuch dieses Papiers und von Blaugrün Nr. 10 relativ gegenüber Blau und gegenüber Grau gehoben. Hiernach scheint diesen Pigmenten, an die eine instinktive Bindung nicht be-

¹ KÜHN, A. u. D. ILSE: Die Anlockung von Tagfaltern durch Pigmentfarben. Biol. Zbl. 45 (1925). — ILSE, DORA: Über den Farbensinn der Tagfalter. Z. vergl. Physiol. 8 (1928).

steht, doch auch, wie für die Bienen, ein Farbwert für das Schmetterlingsauge zuzukommen¹.

Bei manchen Schmetterlingen (Pieriden, Vanessen) ist die *Puppenfärbung* von der Umgebung abhängig. Hierbei ist die Wellenlänge des von der Umgebung reflektierten oder durch Filter auf die Raupen während der letzten Zeit vor der Verpuppung auftreffenden Lichtes und nicht lediglich die Lichtstärke maßgebend². Vor allem ruft beim Kohlweißling rotes oder orangefarbiges Licht eine weitgehende Reduktion der Puppenpigmente hervor; die Mehrzahl der dann entstehenden Puppen ist grün oder grünlich. Die in blauem Licht entstehenden Puppen unterscheiden sich nur wenig von den bei Tageslicht in grauer Um-

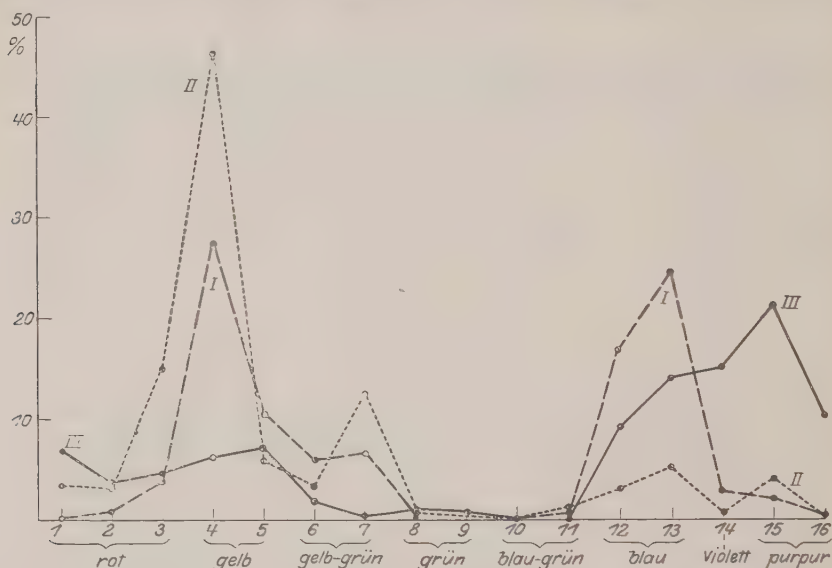


Abb. 238. Bevorzugungsversuch mit 16 bunten Pigmentpapierblüten zwischen grauen Blüten. Abszissenpunkte = Nummern der HERINGSchen Serie; Ordinaten = Prozente der Besuche auf den bunten Blüten. I — — — *Vanessa urticae*, II ···· *Vanessa polychloros*, III — — — *Gonepteryx rhamni*. (Nach ILSE, 1928.)

gebung gebildeten Puppen. Dunkelheit bewirkt eine geringe Verminderung vor allem der schwarzen Pigmente. Die für das betreffende Umgebungslicht charakteristische Puppenfärbung bleibt aus, wenn die Raupenstemmata durch Ausbrennen zerstört werden; andererseits läßt sich allein durch einen Überzug mit einem durchsichtigen, farbigen Lack über dem Raupenauge die der Lackfarbe entsprechende Puppenfarbe in einer indifferenten Umgebung erzielen³. Also geschieht die Rezeption der die Pigmentierung bedingenden Lichtreize durch das Auge. Die verschiedenen Farbtypen der Puppen unterscheiden sich durch einen spezifischen Chemismus ihrer Hämolymphe und ihrer Gewebe⁴. Dieser

¹ Für Schmetterlinge vgl. ferner H. ELTRINGHAM: Butterfly vision. Trans. entomolog. Soc. London **1919**; für verschiedene blumenbesuchende Insekten: F. E. CLEMENTS u. F. L. LONG, s. S. 720 Zusammenfassende Darstellungen.

² DÜRKEN, B.: Über die Wirkung farbigen Lichtes auf die Puppen des Kohlweißlings und das Verhalten der Nachkommen. Arch. mikrosk. Anat. **99** (1923) (hier die ältere Lit.).

³ BRECHER, L.: Die Farbenanpassung der Schmetterlingspuppen durch das Raupenauge. Verh. zool.-botan. Ges. Wien **72** (1922); — Die Puppenfärbung der Vanessiden (*V. io*, *V. urticae*). Arch. mikrosk. Anat. **102** (1924).

⁴ BRECHER, L.: Die Puppenfärbung des Kohlweißlings. 1.—3. Teil. Arch. Entw.-mech. **43** (1917).

wird wahrscheinlich zunächst von der Lichtwirkung betroffen und bestimmt seinerseits die Pigmentbildung.

Unter den *Dipteren* fliegt die blumenbesuchende Fliege *Bombylius fuliginosus* (Wollschweber)¹, die im Freien als Besucher der Blütentrauben von *Muscari racemosum* beobachtet wurde, im *Grautafelversuch* hellblaue, dunkelblaue und blauviolette Papiere an; alle Graupapiere bleiben unbeachtet.

Für *Dipteren* ist auch noch auf anderem Wege als durch eine Nahrungsreaktion eine qualitativ verschiedene Wirkung verschiedener Spektralfarben erwiesen worden: *Positiv phototaktische* Fliegen (*Drosophila*) werden im Dunkelmzimmer in einem horizontal liegenden Glasrohr von beiden Enden des Rohres her belichtet². Wirkt die Beleuchtung von beiden Seiten gleichstark, so verteilen sich die Fliegen gleichmäßig im Rohr; bei ungleich starker Belichtung sammeln sie sich auf der helleren Seite. Belichtet man von den beiden Seiten mit monochromatischem Spektrallicht verschiedener Wellenlänge, so läßt sich durch Variieren der Intensität ein Verhältnis der beiden Lichter finden, in dem beide gleiche Helligkeitswirkung ausüben und gleichmäßige Verteilung der Fliegen bewirken. Jetzt wird das eine der beiden Lichter ausgeschaltet und die Tiere bleiben längere Zeit der Einwirkung des anderen ausgesetzt. Läßt man nach einiger Zeit wieder beide Lichter in gleicher Intensität wie vorher einwirken, so gehen nunmehr alle Fliegen zu dem neu eingeschalteten Licht und zeigen damit, daß es ihnen jetzt heller erscheint. Werden dagegen beiderseits Lichter von gleicher oder wenig verschiedener Wellenlänge verwandt und auf gleiche Helligkeitswirkung eingestellt, so tritt bei Wiedereinschaltung des einen Lichtes nach längerer Beleuchtung mit dem anderen allein gleichmäßige Verteilung der Fliegen, nicht Bevorzugung des neu eingeschalteten Lichtes ein. Diese Ergebnisse fordern die Annahme verschieden abgestimmter Rezeptoren, die durch Licht derselben Wellenlänge verschieden stark ermüdet werden. Die geringsten Unterschiede in der Wellenlänge zwischen Farbenpaaren, mit denen sich eben noch die *farbenspezifische Ermüdung* erhalten ließ, betragen im Ultraviolett—Violett 25 $\mu\mu$, im Violett—Blau 20 $\mu\mu$, im Blau—Blaugrün 50 $\mu\mu$.

In anderer Weise wurde die positive Phototaxis einer Dungfliege (*Scatophaga stercoraria*) für den Nachweis eines Farbensinnes bei *Dipteren* ausgenützt³: Eine Anzahl von Tieren (23—33) wird in einen 38 cm langen Glastrog gebracht, dessen Weite den Tieren nur zu laufen, nicht zu fliegen gestattet. Vor dem Trog steht ein Schirm mit einem Fenster. Durch dieses wird ein Ausschnitt aus einem Spektrum in den Trog gesandt. Ein Teil der Fliegen kommt von beiden Seiten aus dem Dunkeln zu dem Fenster. Die Anzahl der Fliegen, die jeweils innerhalb einer bestimmten Zeit (6 $\frac{1}{2}$ Minuten) in dem erleuchteten Teil des Troges gezählt wird, schwankt für jede Intensität (durch rotierende Sektorenscheibe variierbar) jeder geprüften Wellenlänge um einen bestimmten Mittelwert. Je höher die Intensität des Lichtes gewählt wurde, desto höher lag der Mittelwert der vor dem Fenster angesammelten Fliegen (z. B. bei spektralem Rot 21,6%, Grün 37,6%, Blau 26,6% aller im Trog vorhandenen Fliegen). Es ließen sich nun Intensitäten der verschiedenen Wellenlängen finden, die gleiche ansammelnde Wirkung hatten (z. B. die Verminderungen der spektralen Helligkeiten von Grün auf $\frac{1}{12}$ und Blau auf $\frac{1}{2}$ mit spektralem Rot). Werden durch zwei Fenster in dem Schirm gleiche Intensitäten derselben Wellenlänge gesandt,

¹ KNOLL, F.: Insekten und Blumen, Heft 1. Abh. zool.-botan. Ges. Wien **12** (1921).

² HAMILTON, W. F.: A direct method of testing color vision on lower animals. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **8**, 350 (1922).

³ VAN HERK, A. W. H.: Les insectes voient-ils des couleurs? Contributions à la question par des expériences faites sur *Scatophaga stercoraria*. Arch. néerl. Physiol. **10** (1926).

so sammeln sich vor den beiden Fenstern gleich viele Fliegen. Wenn die Fliegen total farbenblind wären, so müßten Lichter von gleicher ansammelnder Wirkung, als offenbar gleichhelle Lichter, den Fliegen gleich erscheinen; und wenn man Intensitäten von Lichtern verschiedener Wellenlänge, die für sich allein gleiche Fliegenanzahlen ergeben, mit zwei Fenstern einander gegenüberstellt, so müßten sie sich die Wage halten. Das ist aber nicht der Fall; und hieraus kann geschlossen werden, daß die Wellenlängen des Spektrums qualitativ verschieden wirken.

Auch bei *Libellenlarven* ist die *Dressur auf Farben* gelungen und der Nachweis geführt, daß sie *Rot, Grün, Violett* von *Grau* und *Gelb* unterscheiden¹: Die Larven werden in einer Versuchsreihe mit gelb, in einer anderen mit violett gefärbtem Futter (Froschfleisch) gefüttert, wobei ihnen neben dem in der Dressurfarbe (Lockfarbe) gewählten Nahrungsbrocken auch durch Chinin widrigschmeckende Fleischbrocken in einer Warnfarbe (bei Gelbdressur violett, bei Violettdressur gelb) geboten wurden. Nach wiederholtem Zupacken wurden die Brocken in der Warnfarbe gemieden; manchmal löste sogar schon der Anblick der Warnfarbe (auch ohne Chinin) lebhaftige Putzbewegungen aus. Eine chemische Wirkung der Nahrungsbrocken wird dadurch ausgeschlossen, daß diese und ebenso bunte Pigmentpapierschnitzel auch durch die Glaswand hindurch wirkten: die in der Lockfarbe lösten Zuspinnen aus, die in der Warnfarbe nicht. Graue Pigmentpapierkügelchen bleiben unbeachtet oder lösen unentschlossene, nicht zu Ende geführte Zielreaktionen aus. Wirft man den Gelb fressenden und Violett verschmähenden Tieren rotes und grünes Fleisch vor, so wird es zögernd genommen. Wird einige Tage neben violetterm Chininfleisch auch rotes und grünes mit Chinin gereicht, so treten nur auf Gelb positive Reaktionen ein. Läßt man ein schmales Bündel gelben oder blauen *Spektrallichtes* in das Aquarium fallen, so folgen gelbdressierte Tiere dem gelben Lichtfleck, ohne den blauen zu beachten. Legt man weißes gutes Fleisch ins Wasser und beleuchtet es abwechselnd mit der Warn- und der Lockfarbe, so schnappt die Larve augenblicklich zu, wenn die letztere auf das Fleisch fällt.

Unter den *Orthopteren* besitzt die Küchenschabe (*Periplaneta orientalis*) offenbar ein Farbenunterscheidungsvermögen², das sich in ihrem *phototaktischen Verhalten* auf Spektrallichter zeigt: die Tiere reagieren positiv auf blaues, negativ auf grünes und gelbes Spektrallicht. Sie gehen zum Blau sowohl, wenn sie von der Gegenseite mit gelbem oder grünem Licht gleicher Intensität bestrahlt werden, als auch wenn das blaue Licht allein von einer Seite einfällt. Gegen rotes Licht verhalten sie sich indifferent.

In der Klasse der *Krebse* ist das Farbenunterscheidungsvermögen der *Daphnien* sehr genau bekannt³. Haben Daphnien sich an ein Licht von mittlerer Intensität gewöhnt (mittlerer Adaptationszustand), so reagieren sie bei gleichbleibender Lichtqualität auf Verdunkelung positiv durch Hinschwimmen zur Lichtquelle, auf Erhellung negativ durch Wegschwimmen von der Lichtquelle. In diesem mittleren Adaptationszustand sind die Daphnien in dem *mindestens zwei Farbqualitäten* zu unterscheiden: Belichtet man die Tiere mit spektralem Rot, Gelb oder Grün, so reagieren sie positiv, während Blau und Violett sie negativ reagieren läßt, und zwar ist es gleichgültig, ob die Spektralfarben als

¹ KOEHLER, O.: Sinnesphysiologische Untersuchungen an Libellenlarven. Verh. dtsch. zool. Ges. **29**, 83 (1924).

² GROSS, A. O.: The reactions of arthropods to monochromatic lights of equal intensities. J. of exper. Zool. **14**, 407 (1913).

³ FRISCH, K. v., u. H. KUPELWIESER: Über den Einfluß der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse. Biol. Zbl. **33** (1913). — EWALD, W. F.: Versuche zur Analyse der Licht- und Farbenreaktionen eines Wirbellosen. Z. Sinnesphysiol. **48** (1914). — KOEHLER, O.: Über das Farbensehen von *Daphnia magna*. Z. vergl. Physiol. **1** (1924).

Erhellung auf völlige Dunkelheit oder als Verdunkelung auf dasjenige Weiß folgen, durch dessen spektrale Zerlegung das homogene Licht gewonnen wurde. Obwohl durch die Beleuchtung mit gelbem Licht nach Dunkelheit eine Erhellung eintritt, werden die Tiere also positiv; und obwohl das Blau nach dem Weiß sicher Verdunkelung darstellt, antworten die Tiere negativ, als ob sie stärker belichtet würden. Also muß neben der quantitativen Lichtwirkung auch eine überwiegende qualitative Wirkung der verschiedenen Wellenlängen bestehen: *langwelliges Licht positiviert, kurzwelliges negativiert*, selbst bei entgegengesetzter Wirkung des gleichzeitigen Intensitätswechsels. Mittlere Wellenlängen, etwa $510-490\text{ }\mu\mu$ (Blaugrün), negativieren nach Dunkelheit, positivieren nach Weiß. Dementsprechend lassen sich auch Weißintensitäten einstellen, deren Wechsel mit Blaugrün weder positive noch negative Reaktion auslöst; während der Wechsel homogenen Lichtes jeder anderen Farbe mit farblosem Licht beliebiger Intensität die der Farbqualität zugeordnete positive oder negative Reaktion zur Folge hat. Die Daphnien zeigen die Erscheinung des *sukzessiven Farbenkontrastes*: Auf Blau folgendes Weiß macht sie, trotz der Helligkeitszunahme, positiv; es wirkt als relative Zunahme an langwelligem Licht. In Pigmentpapierversuchen wirkt dasselbe Grau positivierend, wenn es auf Blau folgt, negativierend, wenn es nach Gelb geboten wird. Hiermit steht im Einklang, daß bestimmte kurzwellige und langwellige Lichter auf die Daphnien als *Komplementärfarben* wirken: Mischt man aus kurzwelligem Rot und dem für den Menschen komplementären langwelligen Blau, oder aus Gelb und kurzwelligem Blau, oder aus Gelbgrün und Violett ein für das Menschenauge farbloses Weiß, so löst dieses Mischlicht auch bei den Daphnien Weißreaktionen aus: es positiviert, wenn es auf negativierendes kurzwelliges, es negativiert, wenn es auf positivierendes langwelliges Licht folgt, genau so wie das aus der Vereinigung des ganzen Spektrums gewonnene Weiß.

Stärker noch als die für den Menschen sichtbaren kurzwelligen Strahlen wirkt *ultraviolette Licht* scheuchend auf die Daphnien, und zwar geht ihre Empfindlichkeit bis gegen $200\text{ }\mu\mu^1$ (Linie $228\text{ }\mu\mu$ der Quarz-Quecksilberlampe), also bis zu Wellenlängen, die im Sonnenlicht nicht mehr enthalten sind, in der Natur für die Tiere also nicht in Betracht kommen. Reizpforte für diese überraschende Ultraviolettwirkung ist das Auge: Die den phototaktischen Ortsbewegungen entsprechenden Augenbewegungen werden an festgelegten Tieren nur ausgelöst, wenn das Auge selbst von einem ultravioletten Strahlenbündel getroffen wird. Während das Chitin des übrigen Körpers stark Ultraviolett absorbiert und Fluoreszenzlicht aussendet, sind die Linsen der Ommatidien des Facettenauges besonders ultraviolettdurchlässig und fluorescieren nicht. Hierdurch wird auch bewiesen, daß die Reaktionen der Tiere unmittelbar auf der ultravioletten Strahlung und nicht etwa auf einem durch sie erregten längerwelligen Fluoreszenzlicht beruhen².

Ob in dem ganzen bis tief ins Ultraviolett reichenden spektralen Sichtbarkeitsbereich der Daphnien nur zwei Qualitäten mit lediglich quantitativen Abstufungen (Helligkeit, Sättigung) liegen oder noch feinere Abstufungen der qualitativen Wirkung vorhanden sind, ob insbesondere Blaugrün nur als farblose Helligkeit wirkt oder lediglich für die phototaktischen Reaktionen indifferent ist, läßt sich noch nicht entscheiden.

¹ BECHER, S.: Über Sinnesempfindlichkeit für extremes Ultraviolett bei Daphnien. Verh. dtsh. zool. Ges. **28** (1923). — PETERS, E.: Lichtsinn einheimischer Cladocerenarten. Sitzgsber. u. Abh. naturforsch. Ges. Rostock, N. F. **7** (1920).

² Nach H. SCHULZ (Bedeutung des Lichtes im Leben niederer Krebse. Zeitschr. f. vergl. Physiol. **7**. 1928) übt allerdings ultraviolettes Licht auch auf völlig augenlose Daphnien eine scheuchende Wirkung aus.

Diese Farbenreaktionen der Daphnien können nur im mittleren Adaptationszustand erhalten werden. Dunkeladaptierte Tiere sind stets negativ; sie fliehen jedes Licht, gleichgültig, welcher Wellenlänge, lassen also keine spezifischen Farbenreaktionen erkennen. Man ist versucht, diesen „farbenuntüchtigen“ Zustand der Dunkeladaptation mit unserer Farbenblindheit im Zustand des Dämmerungssehens, den farbentüchtigen Zustand mitteladaptierter Tiere unserem Tagessehen zu vergleichen. Der Übergang von dem einen Zustand in den anderen läßt sich bei den Daphnien unmittelbar beobachten: folgt auf völlige Dunkelheit spektrales Rot von einer Intensität unterhalb der menschlichen Farbschwelle, so reagieren die dunkeladaptierten Tiere negativ; wird das Rot über die menschliche Farbschwelle hinaus verstärkt, so schlägt die Reaktion der Daphnien alsbald in die positive um. Dieses Umschlagen von reiner Helligkeitsreaktion in die spezifische Farbenreaktion läßt sich beliebig oft wiederholen; ebenso wie auch der Beobachter das Rot abwechselnd farblos und farbig sieht.

Unter den höheren Krebsen ist bei dem Decapoden *Crangon vulgaris* eine von der Wellenlänge abhängige Anpassung der Körperfarbe durch Pigmentbewegung in syncytialen Chromatophoren an weiße, schwarze, gelbe, orange-farbene und rote Umgebung nachgewiesen. Die Anpassung an weißen, grauen und schwarzen Untergrund erfolgt rasch (innerhalb einer Stunde); die Farbenanpassung durch Ausbreitung und Neubildung roten und gelben Pigments geht langsam vor sich (innerhalb von ungefähr 24 Stunden). Das Ergebnis einer roten oder gelben Umgebung wird durch keine Graustufe erreicht. Nach Zerstörung beider Augen fällt die Farbanpassung weg. Ein Nervenzutritt zu den Chromatophoren ist nicht nachgewiesen; jedoch ist eine Verschiedenheit der Blutflüssigkeit bei den verschieden gefärbten Tieren durch Transfusionsversuche festgestellt: Überträgt man Blut eines Dunkeltieres auf ein Weißtier, so wird dieses dunkel; Injektion von Blut eines gelb angepaßten Tieres auf ein Weißtier macht dieses trotz Verbleibens in weißer Umgebung gelblich¹.

Bei *Cephalopoden* sind oszillierende Aktionsströme der Netzhaut beschrieben worden², deren Frequenz von der Wellenlänge des einwirkenden Lichtes abhängt; und hieraus ist auf ein Farbenunterscheidungsvermögen der Cephalopoden geschlossen worden. Futterdressuren auf verschiedenfarbige Lichter, die mit den nötigen Vorsichtsmaßregeln angestellt wurden³, mißlingen bei *Octopus vulgaris*. Schreckdressuren⁴ fielen positiv aus: *Octopus*-Individuen werden gleichzeitig mit einem Spektralausschnitt beleuchtet und mit einem Glasstab so heftig gestoßen, daß sie flüchten. Nach einer Reihe von Wiederholungen reagieren die Tiere schon auf die Beleuchtung allein. Die Reaktionen lassen sich in verschiedene Stufen ordnen: verstärkte Atmung, Zusammenzucken im Augenblick des Auftretens des Lichtes, Tentakelbewegungen, Zurseiterücken, Wegkriechen und Abschwimmen. Mit der Dauer der Dressur nehmen die Häufigkeit der Reaktionen überhaupt und die Häufigkeit der stärkeren Reaktionen, besonders das Verlassen des Ortes, zu. Ein auf blaues Spektrallicht dressiertes Tier reagiert auch auf gelbes Licht, aber in sehr viel schwächerem Maße. Das könnte darauf beruhen, daß das blaue Dressurlicht den Versuchstieren heller erscheint. Ein Tier, das bei der Dressur mit gelbem Spektrallicht bestrahlt wurde, reagiert aber

¹ KOLLER, G.: Chromatophorensystem, Farbensinn und Farbwechsel bei *Crangon vulgaris*. Z. vergl. Physiol. 5 (1927).

² FRÖHLICH, F. W.: Beiträge zur allgemeinen Physiologie der Sinnesorgane. Z. Sinnesphysiol. 48 (1914); — Grundzüge einer Lehre vom Licht- und Farbensinn. Jena: G. Fischer 1921.

³ BIERENS DE HAAN, J. A.: Versuche über den Farbensinn und das psychische Leben von *Octopus vulgaris*. Z. vergl. Physiol. 4 (1926).

⁴ Gemeinsam mit Frl. G. DRUDE im Frühjahr 1927 an der Zoolog. Station in Neapel ausgeführte Versuche des Verfassers.

in viel geringerem Betrage auf Blau. Jedenfalls erfolgt also nicht einfach die stärkere Reaktion auf das für das Tier hellere Licht. Während die Stärke der Reaktionen auf das Dressurlicht mit der Dressurdauer zunimmt, ist das bei dem Vergleichslicht nicht der Fall; sondern hier sinkt jene noch weiter herab. Eine Dressur auf eine bestimmte Helligkeit liegt nicht vor. Die Intensität der Dressur- und Prüfungslichtes wechselte bei der Darbietung. Verminderung der spektralen Helligkeit durch Filter verminderte stets die Stärke der Reaktionen auf das Vergleichslicht, obgleich dieses doch durch Verringerung der Intensität im einen Falle dem Dressurlicht hätte ähnlicher werden müssen; denn falls die Lichter durch ihre Helligkeit unterschieden würden, mußte ja entweder das blaue oder das gelbe Dressurlicht den Tieren heller erscheinen. Auch das *Chromatophorenspiel* von *Eledone*, das zunächst nur auf Berührungsreize auftritt, scheint sich an den Lichtreiz bestimmter Wellenlängen binden zu lassen, wenn man Tiere gleichzeitig mechanisch reizt und mit einem Licht von bestimmter Farbe beleuchtet¹. Eine gewisse Wahrscheinlichkeit für ein Farbenunterscheidungsvermögen liefert auch die Tatsache, daß einige Tiefseecephalopoden selbst mittels ihrer *Leuchtorgane* Lichter verschiedener Farben ausstrahlen, die an dem Tier ein buntes Muster bilden, von dem man glauben möchte, daß es für die Artgenossen eine bestimmte Bedeutung hat².

Eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Daphnien zeigen unter den *Strudelwürmern* manche *Planarien* (*Planaria lugubris*, *Dendrocoelum lacteum*)³: Bringt man Planarien in Glasschalen, deren Boden durch untergelegte Pigmentpapiere (HERINGSche Papiere) hälftig verschieden hell oder verschieden gefärbt ist, so kriechen die Tiere eine Zeitlang umher; nach einer oder mehreren Stunden kommen sie zur Ruhe; und dabei ist ihre Verteilung auf die Hälften des Gefäßes von Helligkeit und Farbe des Untergrundes abhängig. Stehen sich Grau und Schwarz gegenüber, so wird Schwarz immer bevorzugt. Zwischen grauen einerseits und grünen, blauen und violetten Papieren andererseits fällt die Entscheidung je nach der Helligkeit des Graupapieres. Augenscheinlich wird das für die Planarien dunklere Feld bevorzugt. Aber die Planarien bevorzugen langwelliges Licht eines bestimmten Bezirks auch vor Schwarz: Stehen sich Rot (Hering 1, 2, 3), Gelb (4, 5) oder Rotpurpur (16) einerseits, und Grau oder Schwarz andererseits gegenüber, so sammeln sich die Planarien auf dem bunten Papier, obgleich sein Helligkeitswert sicher größer als Schwarz und gleich einer Graustufe sein muß. Die Reaktion ist *von den Augen unabhängig*. Die Helligkeits- und Farbenunterschiede werden von geblendeten Planarien ebenso wie von normalen beantwortet. Das pigmentarme *Dendrocoelum lacteum* reagiert viel rascher als die dunkel pigmentierte *Planaria lugubris*.

Es ist mit großer Wahrscheinlichkeit zu erwarten, daß eine Ausdehnung der innerhalb der letzten drei Jahrzehnte ausgebildeten Untersuchungsmethoden auf weitere Tierformen noch bei vielen wellenlängenspezifische Reaktionen aufweisen wird. Die überraschende Tatsache, daß bei Tieren, in deren natürlicher Lebensführung die Farbe der Objekte keine wesentliche Rolle zu spielen scheint, doch einen wohlentwickelten Farbensinn besitzen, und die mannigfaltige Bedeutung der wellenlängenspezifischen Reaktionen lassen vermuten, daß die dem Farbenunterscheidungsvermögen zugrunde liegenden physikalisch-chemischen Einrichtungen der Rezeptionsorgane in der Tierwelt eine sehr weite Verbreitung haben.

¹ MIKHAILOFF, S.: Expériences sur *Eledone moschata*. Bull. d'inst. océanogr. Monaco 1920.

² CHUN, C.: Über Leuchtorgane und Augen von Tiefsee-Cephalopoden. Verh. dtsch. zool. Ges. 1903.

³ BEUTHER, E.: Über die Einwirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf Planarien. Sitzgsber. u. Abh. naturforsch. Ges. Rostock, 3. Folge, 1 (1926).

Das Kapitel

Adaptation und Dämmerungssehen

wird in der zweiten Hälfte des Bandes zum Abdruck kommen.

LANE MEDICAL LIBRARY

To avoid fine, this book should be returned on
or before the date last stamped below.

JUN 20 29

MAR 21 '30

SEP 19 1950

F31, Bethe, A. 70020
B56 Handbuch der normalen
v.121 u. pathologischen
1929 Physiologie. DATE DUE

Miss Flinn (U.C.)
(In Dr. Bogak)

Miss Engstrom (Engene)

ALZA

7-2006

JUN 20 29

MAR 1 30

SEP 19 1950

5-19

70020

